

Faállomány-szerkezet és abiotikus környezeti háttérváltozók hatása az
erdőtalaj moha- és lágyszárú-vegetációjára az Órség és a Vendvidék
erdeiben

Doktori értekezés

Dr. Szövényiné Márialigeti Sára

Témavezető: Dr. Ódor Péter, az MTA doktora, tudományos tanácsadó
MTA Ökológia Kutatóközpont, Ökológiai és Botanikai Intézet

Biológia Doktori Iskola

Vezető: Dr. Erdei Anna akadémikus, egyetemi tanár

Ökológia, konzervációbiológia és szisztematika doktori program

Programvezető: Dr. Podani János, akadémikus, egyetemi tanár

ELTE TTK BI

Növényrendszertani, Ökológiai és Elméleti Biológiai Tanszék

Budapest

2018

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés és célkitűzések	4
1.1. Kontextus	4
1.2. Célkitűzések	6
1.3. A disszertáció anyagát képező publikációk	6
2. Irodalmi áttekintés	7
2.1. Lágyszárúak és mohák a mérsékelt övi erdőkben	7
2.2. Faállomány, táji környezet – múlt és jelen	10
2.3. Holtfa	14
2.4. Fény hatása az aljnövényzetre	16
2.5. Talaj- és aljzatviszonyok, valamint a mikroklíma hatása az aljnövényzetre	18
3. Anyag és módszer	23
3.1. A vizsgálati terület bemutatása	23
3.2. Adatgyűjtés	24
3.3. Munkamegosztás	28
3.4. Adatelemzés	32
4. Eredmények	35
4.1. Mohák és lágyszárúak összefüggése	35
4.2. Mohák	36
4.3. Lágyszárúak	43
5. Diskusszió	48
5.1. A mohák és lágyszárúak borításának illetve fajgazdagságának összefüggése	48
5.2. A talaj moha- és lágyszárú vegetációja tekintetében szignifikáns környezeti háttérváltozók áttekintése	49
5.3. A mohavegetáció különböző csoportjait befolyásoló környezeti háttérváltozók szerepének megvitatása	50
5.4. A lágyszárú aljnövényzet különböző csoportjait befolyásoló környezeti háttérváltozók szerepének megvitatása	56
5.5. Kitekintés	62
5.6. Gyakorlati megfontolások	64
6. Összefoglalás	66
7. Summary	67
8. Köszönetnyilvánítás	68
9. Irodalom	69
10. Függelék	92

Áldott légy, Uram, Föld-anya-nénénkért,
Ki minket hord és enni ad,
És mindennemű gyümölcsöt terem,
Füveket és színes virágokat.
(Assisi Szent Ferenc: *Naphimnusz*)

1. Bevezetés és célkitűzések

1.1. Kontextus

Mitől értékes egy erdő? A kérdésre sokféle válasz létezhet – attól függ, ki fogalmazza meg: a tulajdonos (kitermelhető faanyag, egyéb járulékos erdőhasználat), az erdész (pl. tartamos faanyagtermelés), a vadász (gazdag, egészséges vadállomány), a kiránduló vagy a szociológus (rekreációs haszon), a közgazdász (ökoszisztéma-szolgáltatások), vagy az ökológus és a természetvédő (természeti értékek védelme). Remélhetőleg mindannyian megegyeznek abban, hogy az erdők természetessége és az erdei biodiverzitás érték. Nem feltétlen azért, mert hasznot hajt – bár akár hajthat is, hiszen egy gazdag, strukturált közösség jobban be tudja tölteni ökoszisztéma-funkcióját, és így megbízhatóbban szolgálja és védi a benne és körülötte élőket, így az embert is (pl. Cardinale és mtsai 2012; van der Plas és mtsai 2016) –, hanem *per se*, értékes, mert létezik (Bakhtiari és mtsai 2014). Ezen önmagában értékes biodiverzitás meghatározása azonban nem magától értetődő. Közvetlen vagy közvetett emberi hatásra a szemmel látható változatosságba olyan fajok is nagy számban kerülhetnek, melyek a sokféleséget növelik ugyan, de adott élőhelyen mégsem tekinthetők értékesnek (Bell és mtsai 2016; Boch és mtsai 2013; Hermy és Verheyen 2007; Paillet és mtsai 2010). A fajok pusztaszáma vagy akár diverzitása önmagában tehát nem elég, sőt, félrevezető is lehet. Ezért tűnik észszerűnek a természetesen jelen levő fajokat és a teljes fajkészletet külön-külön szemügyre venni (Kelemen és mtsai 2014). A „természetes” fajok meghatározása felvet kérdéseket, de (saját és irodalmi) terepi tapasztalatok felhasználásával nem lehetetlen és nem is értelmetlen vállalkozás.

Az önmagában is nehezen megfogható természetességnek (pl. Härdtle 1995; McRoberts és mtsai 2012) egy megközelítés szerint három irányú fokmérője van: az ökoszisztéma faji összetétele, szerkezetének természetessége, és a benne zajló folyamatok természetessége (pl. Brümelis és mtsai 2011). Ezek biztos jó indikátorok, de nagyobb területeken való alapos felmérésük lehetetlen vállalkozás.

Standovár és mtsai (2006) szerint az edényes és mohaflóra több térléptékben végzett diverzitáselemzése meglehetősen megbízható információval szolgál a miénkhez hasonló erdők természetességéről. Dolgozatomban ezért a természetesség fokmérői közül ezt az egyet, a faji változatosságot emeltem ki, és ennek indikációjára törekszem könnyen alkalmazható segédletet adni. A különféle környezeti háttérváltozók közül – amelyek jelentős része a gazdálkodási gyakorlatban pontosan ismert – igyekszem kirostálni azokat, amelyek szignifikáns pozitív vagy negatív összefüggést mutatnak a dolgozatom tárgyát képező két élőlénycsoport, a talajlakó mohák és a lágyszárúak gazdagságával.

Mivel azonban ez a gazdagság minden ellenkező hatás dacára még mindig olyan mérhetetlen, hogy maradéktalan feltárása képtelenség, a kutató valamiféle közelítésre – mintavételekre és indikációkra – kényszerül, ráadásul ismeretei és eredményei jó eséllyel még így sem lesznek széles körben általánosíthatók (Sabatini és mtsai 2016). Ezenkívül egészen más tényezők játszanak meghatározó, kimutatható szerepet globálisan (pl. klimatikus tényezők, Bell és mtsai 2016; víz és energia, Hawkins és mtsai 2003), mint regionálisan (pl. talaj tulajdonságai) illetve lokálisan (pl. lombkorona-záródás; Aude és Lawesson 1998), viszont a természetességet megőrző, elősegítő lépéseket tenni finom léptékben tudunk (Robin és mtsai 2013).

Vizsgálatunkban, az Őrs-erdő projektben arra törekedtünk, hogy egy behatárolt földrajzi és tájtörténeti régióban (Őrség és Vendvidék) számos élőlénycsoport (lágyszárúak, újulat, talajszint és fák mohaközössége, zuzmók, gombák, madarak, pókok, futóbogarak, szaproxyl bogarak; Ódor 2016) elég alapos mintavételét elvégezzük, s ennek alapján iránytűt tudjunk adni az érintettek kezébe a térség erdeinek biodiverzitását érdemben befolyásoló jellegekhez. Számos, több taxont érintő kutatás alapján kitűnik, hogy nem lehet minden taxont egy kaptafára húzni (Burrascano és mtsai 2018; Sabatini és mtsai 2016), vagyis még az általunk alaposan vizsgált csoportok (sőt, azok alcsoportjai) is sok esetben eltérő igényekkel bírnak, és fajgazdagságukat más-más, akár egymással ellentétes tényezők befolyásolhatják, ezért a heterogenitás áldásos hatása minden esetben (globálisan is, Möls és mtsai 2013) vitathatatlan. A sokféle élőlény igényeinek felmérése, a különbségek feltárása, illetve a több élőlénycsoport szempontjából lényeges háttérváltozók kutatása azonban mindenképpen fontos lépés e különleges erdők gazdagságának megőrzése felé.

1.2. Célkitűzések

Dolgozatom célja az őrségi és vendvidéki erdők aljnövényzetének, azon belül is az erdőtalaj lágyszárú- és mohavegetációjának bemutatása és elemzése.

A lágyszárú szint és a talajon előforduló mohavegetáció alapos elemzésével a következő kérdések megválaszolására törekszünk:

- vizsgálati területünkön milyen összefüggést mutat egymással a két vizsgált élőlénycsoport, vagyis a lágyszárú- és mohavegetáció fajgazdagsága és borítása (egyszerű korrelációk);
- mely környezeti tényezők (fafajösszetétel, faállomány-szerkezet, fényviszonyok, rendelkezésre álló aljzattípusok, talaj- és avar fizikai és kémiai jellemzői, mikroklimatikus és táji jellemzők, múltbéli hatások) alakítják a lágyszárú aljnövényzet és a mohaszint összetételét (sokváltozós elemzés);
- melyek a legfontosabb tényezők, amelyek befolyásolják a két közösség fajgazdagságát, illetve borítását (lineáris modellek);
- van-e markáns különbség a vizsgált élőlénycsoportok eltérő preferenciájú alcsoportjainak (erdei és nem erdei lágyszárúak, különböző aljzatokon megjelenő mohák) környezeti igényei között?
- Hogyan magyarázhatók ezek a különbségek?
- Vannak-e a gazdálkodás számára általánosan levonható tanulságok?

1.3. A disszertáció anyagát képező publikációk

Márialigeti S, Németh B, Tinya F, Ódor P (2009) The effects of stand structure on ground-floor bryophyte assemblages in temperate mixed forests. *Biodiversity and Conservation* 18:2223–2241. doi:10.1007/s10531-009-9586-6

Márialigeti S, Tinya F, Bidló A, Ódor P (2016). Environmental drivers of the composition and diversity of the herb layer in mixed temperate forests in Hungary. *Plant Ecology* 217(5): 549-563. doi:10.1007/s11258-016-0599-4

2. Irodalmi áttekintés

2.1. Lágyszárúak és mohák a mérsékelt övi erdőkben

A mérsékelt övi erdőkben a lágyszárú aljnövényzet a teljes (növényi) biodiverzitás jelentős részét adja (Hart és Chen 2006; Wayman és North 2007). Egy észak-amerikai, számos élőhelyet érintő áttekintés szerint fajsza­muk az erdőt uraló fásszá­rúakénak 3–10-szerese (Gilliam 2014). Sokfé­leségük ökológiai jelle­geik és életstratégiáik változatosságában is meg­nyilvánul. Míg a fásszá­rú növényzet hosszú életre van berendezkedve, a lágyszárúak egy része rövidebb életciklusa révén rendkívül sikeresen tudja követni az akár rendszeresen (pl. tavaszi aspektus, geofitonok), akár váratlanul (r-stratégisták hirtelen megjelenése akár kisebb bolygatások nyomán) bekövetkező változásokat.

Az impozáns fajszámadatokon kívül a lágyszárúak más szempontból is jelentősek: fontos szerepet játszanak az erdő számos ökológiai folyamatában. Bár méretük ránézésre nem feltétlenül tűnik jelentősnek, különösen alacsony záródású erdőállományokban az erdei fásszá­rúakhoz viszonyított biomasszájuk sem elhanyagolható, sem a föld felett, sem a talajban (Gonzalez és mtsai 2013), igaz, zártabb állományok esetében már nem ez a helyzet (Muller 2014). Speciális esetekben szerepük kiemelkedően fontos, például erdőfelújításoknál, ahol jelenlétük a fák növekedése szempontjából meghatározó is lehet. Glover és mtsai (1989) – a kompetíció csökkenése miatt – lényeges hozamnövekedést tapasztalt a magoncoknál a lágyszárú aljnövényzet eltávolítása után. Ugyanakkor más tanulmányok a lágyszárú aljnövényzet újulatra gyakorolt facilitáló hatását emelik ki, a mikroklíma kedvezőbbé tételével illetve a herbivór nyomás csökkentésével, mely hatások ellensúlyozzák a megnövekedett kompetíciót (Buckley és mtsai 1998). George és Bazzaz (2014) a facilitáló/gátló kifejezéseket kerülve a lágyszárú aljnövényzet magoncokat megszűrő (a legéletrevalóbb egyedek kiválasztódását eredményező) hatásáról értekezik, hiszen valamennyi magból kikelő növénynek, így a fásszá­rúaknak is először keresztül kell verekednie magát a lágyszárúak szőnyegén.

A lágyszárúak ökoszisztéma-folyamatokban betöltött szerepe az állomány idősödésével csökken, de nem szűnik meg. A lágyszárú szint dinamikusabb tápanyagforgalma miatt, bár biomasszája jóval kisebb, a szerepe mégis jelentős (Muller 2014).

Az ökoszisztéma-funkciók mellett, illetve azokkal összefüggésben a lágyszárúak meghatározóak egyes ökoszisztéma-szolgáltatásokban is (Cardinale és mtsai 2012).

Változatosságuk és a fáktól eltérő életstratégiájuk miatt rendkívül fontos szerepet játszanak például a pollinátorpopulációk fenntartásában (Cho és mtsai 2017; Hanula és mtsai 2015).

E szempontok miatt a lágyszárú aljnövényzet kutatottsága, bár jócskán elmarad az erdő fásszárú komponensének kutatottságától, összetétel és diverzitás, valamint az ezeket befolyásoló tényezők és az erdőgazdálkodás ezekre gyakorolt hatása szempontjából sokak vizsgálatának tárgya (pl. Hutchinson és mtsai 1999; Strandberg és mtsai 2005; Vockenhuber és mtsai 2011; von Oheimb és Härdtle 2009). Bár a vizsgálatok legnagyobb részének nem célja egzakt ok-okozati összefüggések feltárása, hiszen megfigyelésen alapulnak, a kísérletes elrendezések ritkák (Germany és mtsai 2017), sok tanulmány alapján általánosan elfogadott, hogy a faállomány-szerkezet, az elérhető fény mennyisége és egyéb jellemzői, az edafikus tényezők, a tájtörténet és a táji környezet minden régióban és minden erdőtípusban ténylegesen befolyásoló változók.

A mohák, bár méretük nem hivatkozható, és globálisan fajszaámuk is sokkal alacsonyabb a lágyszárúakénál (pl. Möls és mtsai 2013), ökológiai szerepük mégis gyakran nagyobb, mint amit biomasszájuk alapján esetleg várnánk (pl. Smith és mtsai 2015). Több ökoszisztémában (pl. alhavasi vegetációban és a tundrán) élőbevonat-képzők, ezáltal meghatározó ökoszisztéma-funkciót töltenek be (Carter és Arocena 2000). A mohák poikilohidrikus jellegüknél fogva viszonylag kis biomasszájuk ellenére is fontos szerepet töltenek be az erdők kiegyenlített mikroklímájának kialakításában, és rengeteg gerinctelen állatnak szolgálnak élőhelyül (Božanić és mtsai 2013).

Azokon az erdei élőhelyeken, ahol nagyobb tömegességgel jelennek meg (pl. boreális erdők és magashegységi tűlevelű erdők), meghatározó szerepük van az ökoszisztéma-folyamatokban (Nilsson és Wardle 2005). A tajgaerdőkben jelentősen hozzájárulnak a föld feletti aktív fotoszintézisre képes felülethez (Bond-Lamberty és Gower 2007) és fontos szerepet játszanak a szén- és nitrogénforgalomban (Turetsky 2003). A csapadék és a szerves törmelékek a mohák közvetítésével jutnak a talajra, melynek mikroklímáját (hőmérséklet, árnyékolás, páratartalom) meghatározzák, lebontási folyamatait pedig erősen befolyásolják (Cornelissen és mtsai 2007). E szempontok fontosságát hangsúlyozandó a „brioszféra” kifejezés is megfogalmazódott (Lindo és Gonzalez 2010). A boreális erdőkben a bolygatatlan erdőtalaj mohadiverzitása viszonylag alacsony, néhány lombosmoha uralja a közösséget. A kisléptékű talajbolygatások azonban elősegíthetik egy diverz közösség kialakulását, a talajban rejtőző és a levegőben terjedő propagulumok gyors kolonizációjának köszönhetően (Jonsson és Esseen 1990). E jelenség megfigyelhető mind a kisléptékű bolygatások által uralt erdőkben (Kimmerer 2005), mind a tűz által befolyásolt erdőkben (de las Heras és mtsai 1990). Bár a domináns fajok

(például az emeletes moha, *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp.) szőnyege a bolygatások után meglehetősen gyorsan regenerálódik (Rydgren és mtsai 2001), a nagyléptékű bolygatások hatása a mohaközösségeken még évtizedek elteltével is kimutatható (Brulisauer és mtsai 1996). A mohaközösségek mind a lombhullató bükkösökben, mind a boreális erdőkben erősebben függenek a finomléptékű bolygatástól, mint az edényes növények (von Oheimb és mtsai 2007a).

A talajlakó mohák és a lágyszárú aljnövényzet fajgazdagsága és borítása közötti kapcsolatot mérsékelt övi erdőkben viszonylag kevés tanulmány vizsgálja. Ezek eredménye azonban változatos: egyes szerzők nem találtak szignifikáns összefüggést a két csoport vizsgált paraméterei között, értelmezésük szerint azért, mert fiziológiájuk annyira eltér – pl. mohák poikilohidrikus jellege, a felszívásra alkalmas gyökér hiánya miatt –, hogy egészen másképp hasznosítják a forrásokat (Slezák és Axmanová 2016). Ez igaz lehet ugyan a tápanyagok és a víz vonatkozásában, de a fényért való versengés igenis fontos szerepet játszhat a két csoport viszonyában (Gornall és mtsai 2011); a borításuk között talált negatív korrelációt több szerző ezzel, illetve a lágyszárúak avarprodukcijával magyarázza (Bergamini és mtsai 2001; van der Wal és mtsai 2005).

Jonsson és mtsai (2015) ezzel merőben ellentétes eredményeket kaptak: a biotikus és abiotikus tényezőket is figyelembe vevő vizsgálatban a mohák különféle jellemzőit legerősebben meghatározó tényezőnek a lágyszárú réteg kompozíciója és produktivitása bizonyult. A szerzők szerint ez alapján valószínűsíthető, hogy a szukcesszionálisan változó abiotikus faktorok hatása a mohákra leginkább közvetetten, a lágyszárú szint változásán keresztül hat.

A két csoport között kimutatott pozitív kapcsolatra is találunk példákat, például gyepekben (Ingerpuu és mtsai 2005) és mérsékelt övi erdőkben (Hofmeister és mtsai 2016) is. Szélsőséges, mostoha élőhelyi körülmények között kifejezett facilitációt tapasztalhatunk a két csoport között: a mohák az aljzat előkészítésével lehetővé teszik az edényes flóra megtelepedését (tőzegmohalápok – Groeneveld és mtsai 2007; barlangok bejárata – Ren és mtsai 2010), sőt, a holtfa mint aljzat is részben a mohák révén válik elérhetővé akár a lágyszárúak, akár a fasszárú magoncok számára (Ódor 2014; Tóth 2010).

Ezeket az ellentétesnek tűnő megfigyeléseket összhangba hozhatja a stressz grádiens hipotézis, mely szerint két csoport kapcsolata nagyban függ a környezettől: forráslimitáltság esetén elősegítik, míg forrásgazdag környezetben az erősebb kompetíció révén inkább gátolják egymás növekedését. Ennek alátámasztására végzett nagyszabású, kísérletes vizsgálatot Doxford munkatársaival (2013). Az előzetes elvárásokat alátámasztó eredményeik szerint a környezeti adottságok ráadásul az adott évtől is annyira függenek, hogy a stressz grádiens

hipotézis gyakorlatilag időben is kiterjeszthető – vagyis az adott év jellegétől függően az egyes években egyazon helyen is markánsan eltérő lehet ez a viszony.

Globális léptékben a mohák és a lágyszárúak fajgazdagsága a mérsékelt övben nem mutat kapcsolatot (Möls és mtsai 2013).

2.2. Faállomány, táji környezet – múlt és jelen

Nyilvánvaló, hogy az erdők meghatározó eleme a faállomány. Ökoszisztéma „mérnökként” (Baeten és mtsai 2013) megszabja az erdő talaján kialakuló közösség számára fontos környezeti faktorokat: a lombkoronaszint alatti fény- (Lochhead és Comeau 2012; Tinya és mtsai 2009a) és csapadékviszonyokat (Valladares és mtsai 2016), melyek már kis méretű lécekben is jelentősen módosulnak (pl. Gálhidy és mtsai 2006), valamint más abiotikus tényezőket, így a talaj tulajdonságait – a talajnedvességet, a kémhatást és a tápanyagok hozzáférhetőségét (Barbier és mtsai 2008; Bartels és Chen 2013; Heithecker és Halpern 2006), a mikroklimát (Kovács és mtsai 2017), sőt, a topográfia aljnövényzetet befolyásoló hatása is a faállomány módosító hatásain keresztül érvényesül (Slezák és Axmanová 2016).

A faállomány szerkezete és faji összetétele az aljnövényzetnek önmagában is erős és kutatott prediktora (Barbier és mtsai 2009; Bardat és Aubert 2007; Rose 1992; Vellak és Ingerpuu 2005). Bár ellentétes eredmények is ismeretesek (Hart és Chen 2008), viszonylag általánosan elfogadott nézet, hogy az elegyesség (Mölder és mtsai 2008; Vockenhuber és mtsai 2011) és a szerkezeti heterogenitás egyaránt pozitív hatással bír az aljnövényzet fajgazdagságára (Ampoorter és mtsai 2015). A faállomány összetételének és szerkezetének heterogenitásából adódó hatások szétválasztása a terepi vizsgálatok esetében nehéz (Hakkenberg és mtsai 2016), és még az erre irányuló kísérletes vizsgálatok is meglehetősen ritkák (Ampoorter és mtsai 2015). Ezzel együtt vannak kísérleti elrendezéseken alapuló eredmények, melyek tanúsága szerint a faállomány szerkezeti diverzitásának és a fafajösszetétel változatosságának biodiverzitásra gyakorolt egyedi befolyása már az erdő fejlődésének legkorábbi stádiumától kezdve érzékelhető (Ampoorter és mtsai 2015). Addig is, amíg a hosszú távú kísérletek eredményeire várunk, szimulációs kísérletekkel (Silva Pedro és mtsai 2017) és részletesen szabályozott, kiterjedt mintavétellel érvényes eredményeket kaphatunk a szerkezeti és faji diverzitás egymással, valamint ökoszisztéma-funkciókkal való kapcsolatáról (Baeten és mtsai 2013). Fontos szempont az is, hogy, mivel a heterogenitás már a faegyed, a mikrokörnyezet szintjén is hat (Chamagne és mtsai 2016), a faállomány és az aljnövényzet összefüggéseit

feltáró vizsgálatokban a mintavételezés léptéke szerint nagyon eltérő eredményeket kaphatunk (Ampoorter és mtsai 2016; Ujházy és mtsai 2017).

Mivel a faanyag az ember számára alapvető forrás, az erdőket őseink dokumentáltan használták, illetve területüket mezőgazdasági művelésre alkalmas földek nyerése céljából csökkentették, Európában már az első letelepedett földműves közösségek megjelenésétől, a holocéntól kezdve (Kaplan és mtsai 2009). A változatos mikroélőhelyek (holtfa, nyílt talajú foltok, gödrök) elérhetősége és a mikroklimatikus körülmények a teljes talajvegetáció számára különös jelentőséggel bírnak, és ezekre mind kikerülhetetlen hatást gyakorol az erdőgazdálkodás. A legfeltűnőbb tevékenység a faanyag eltávolítása (Åström és mtsai 2005), de emellett a különböző kezelővágások (Fenton és Frego 2005; Jalonen és Vanha-Majamaa 2001) és a holtfa kezelési módjai (Ódor és Standovár 2001) is befolyásolják az állomány jellemzőit. Mára olyan szinten egybefonódnak az erdei folyamatok és életközösségek az erdőgazdálkodással, hogy vannak esetek, amikor az erdő fontos ökológiai jellemzőit pusztán az állomány tulajdonviszonyainak (és nyilván a tulajdonostípus jellemző viselkedésének) ismeretében nagy biztonsággal meg lehet becsülni. A gazdálkodó tipikus működése persze mindenhol eltér: Franciaországban például több zárterdei faj kötődött az állami és egyéb köztulajdonú erdőkhez, míg a magánerdőkkel jellemzően nem erdei fajok mutattak összefüggést (Berges és mtsai 2013). Lengyelországban az állami és magántulajdonban levő erdőfoltok méretében mutatkozott a legjelentősebb eltérés (Zmihorski és mtsai 2010). Németországban gazdagabbnak bizonyultak a magántulajdonú erdők a szerkezeti diverzitás és a megkötött szén mennyiségének tekintetében (Schaich és Plieninger 2013), valamint a fához kötődő mikroélőhelyek tekintetében is (Johann és Schaich 2016).

Az erdők hosszú életciklusa, a fák hosszú életideje miatt a faállomány szerkezetének bármilyen vizsgálatkor kikerülhetetlen a jelen mellett a múlt gazdálkodásának, illetve az erdőborítottság időbeli folytonosságának figyelembe vétele is. Magyarországon, így a nyugati határszélen is, a történelem folyamán sokféleképpen használták az erdőket, legtöbbjüket a természetes bolygatási rezsimtől egészen eltérő módokon is: például szélsőségesen kiélték a faanyag miatt, vagy felszámolták a legelő- és szántóterületek növelése céljából (Tímár és mtsai 2002). Ezenkívül jelen volt a folyamatos erdőborítást biztosító szálalás, illetve Európa jelentős részén a szintén hagyományos sarjerdő gazdálkodás. Az erdei legeltetés és alomszedés (akár olyan jelentős mértékben, hogy tulajdonképpen avareltávolításos kísérletnek is beillik, Sayer 2005), bár nem közvetlenül a faállományra hat, szintén jelentős hatást gyakorolt az érintett erdők talajára (pl. Dzwonko és Gawroński 2002; Hofmeister és mtsai 2008; Vild és mtsai 2015). A hagyományos erdőművelést aztán Európa jelentős részéhez hasonlóan (Hédli és mtsai 2010)

a huszadik században felváltotta a vágásos gazdálkodás. A szálalás visszaszorulása mellett a sarjerdők felhagyása, vágásossá alakítása is jelentősen megváltoztatta az érintett erdők lágyszárú vegetációját (pl. Mölder és mtsai 2014). A sarjerdők felhagyása is az erdők abiotikus és biotikus jellemzőinek homogenizálódásához (Van Calster és mtsai 2007), a tipikus zárterdei, mezofil fajok térnyeréséhez vezetett (Heinrichs és Schmidt 2017), pedig ez a művelési forma, ahol megmaradt, alkalmas az erdei specialista életközösség megtartására (Cervellini és mtsai 2017). A vágásos művelés eredményeképpen viszonylag nagy térléptékben (5–10 ha) egykorú, homogén faállomány-szerkezetű állományok alakultak ki (Matthews 1991). Az Őrség és a Vendvidék területén, sajátos történeti és tulajdonjogi körülmények együttállásából adódóan azonban Magyarországon szinte egyedülálló módon maradtak kisparaszti szálaló erdők is (Czirok 1999).

A különféle gazdálkodási módoknak az erdő életközösségére gyakorolt hatásairól rengeteg tanulmány született és születik, vegyes eredményekkel. Egyes kutatások szerint még a kisléptékű tarvágás is jó (biodiverzitást megőrző) módszernek adódik az erdők kialakítására és kitermelésére (Heinrichs és Schmidt 2009); más tanulmányok azonban kimutatják a tarvágások térben messzire mutató, negatív hatását is (Godefroid és mtsai 2005). Itt sem szabad megfeledkezni arról, hogy az erdei életközösség, benne az aljnövényzet egyes alcsoportjai, tagjai sem egyformák, az erdőkezelés eltérő hatást gyakorol az eltérő ökológiai jegyekkel bíró csoportokra (Kenderes és Standovár 2003). Az intenzív erdőgazdálkodás egész Európában szegényítette az epifiton mohaközösségeket (Rose 1992), ugyanakkor még az erősen átalakított régiókban is a faállomány szerkezete az egyik legfontosabb tényező, mely meghatározza ezt az élőlénycsoportot (Aude és Poulsen 2000; Hofmeister és mtsai 2015; Király és Ódor 2010; Király és mtsai 2013). Bár a gazdálkodásnak nem célcsoportja sem a lágyszárú aljnövényzet, sem a mohaközösség, ettől még a kitermelés és az egyéb kezelések rájuk is nyilvánvalóan közvetlen hatással vannak (Duguid és Ashton 2013).

Az ősi (kronológiailag folyamatos erdőborítás az írásos feljegyzések kezdete óta) és a másodlagos (a területet más módon hasznosították valamikor a jegyzett történelem folyamán) erdővel borított területek lágyszárú aljnövényzete markánsan eltér (pl. Hermy és Verheyen 2007; Kelemen és mtsai 2014). Kimondottan az erdőborítottság folyamatosságának, illetve az erdő átalakításának hatását vizsgálva Flensted munkatársaival (2016) arra jutott, hogy a múltbéli erdősültség még a jelenleginél is fontosabb indikátora a veszélyeztetett fajok jelenlétének, igaz, ilyen esetekben valószínűleg csak kihalási adósságról van szó.

Az eredeti állapotukban megőrzött, referenciaként hasznosítható erdők kutatása igen fontos, hiszen az igazán természetes, kíváncsú állapotot ezekből ismerhetjük meg, ugyanakkor

meghatározásuk nem magától értetődő. Bár mind a lágyszárúak, mind a mohák közt vannak ténylegesen ősi, folyamatos erdőborítást indikáló csoportok (Mölder és mtsai 2015), sok esetben paleontológiai vizsgálatok alapján (Day 1993) vagy átfogóbb ökológiai megközelítést alkalmazva (Strona és mtsai 2016) kiderül, hogy a természetesnek hitt állományok is másodlagosak.

Bár egyes, paleontológiai módszerekkel is dolgozó tanulmányok szerint a természetes állapot bizonyos ökoszisztémákban hamarabb helyreállhat, mint korábban gondoltuk (Bradshaw és mtsai 2015), a legtöbb elemzés azt mutatja, hogy a gazdálkodás hatása a lágy- és fásszárú szintben (pl. Hermy és Verheyen 2007; von Oheimb és mtsai 2005), sőt, a holtfa viszonyokban is (von Oheimb és mtsai 2007b) hosszú távon (több generáción, vagyis sok száz éven keresztül) érzékelhető. A korábbi tájhasználat nem is csak bináris változóként meghatározó: a korábbi hasznosítás pontos módja és intenzitása is kimutatható hatást gyakorol a jelenre (Verheyen és mtsai 2003), akár még évezredek (!) elteltével is (Dupouey és mtsai 2002). Nem utolsósorban a megfelelő szerkezeti heterogenitás kialakulása önmagában is több tíz, akár több száz évet igénybe vehet (Flensted és mtsai 2016; Nordén és mtsai 2014).

A közelmúltbeli tájhasználatot régi térképek, katonai felmérések és a területről való kollektív tudás alapján építhetjük be vizsgálatainkba, de számos, kimondottan gazdálkodástörténettel foglalkozó tanulmány a régészeti illetve paleontológiai eszközök használatától sem riad vissza (pl. Bradshaw és mtsai 2015).

Az elmúlt évtizedekben szélesebb körben megjelent a fenntarthatóbb gazdálkodási gyakorlatok iránti igény, így terjed az Őrségben hagyományosan is végzett szálaló (örökerdő) gazdálkodás (von Oheimb és mtsai 2009), illetve az elsősorban a boreális régióban alkalmazott, a faállomány jelentős részének visszahagyását biztosító gazdálkodás (retention forestry, Bauhus és mtsai 2013; Fedrowitz és mtsai 2014; Gustafsson és mtsai 2012; Rosenvald és Löhmus 2008). Előbbivel kapcsolatban nagy előny, hogy évszázados tapasztalat, összegyűlt tudás áll róla rendelkezésre (Keresztes és Meggyesfalvi 2006), azonban nagyobb léptékű alkalmazásával a huszadik században felhagytak, és csak az elmúlt évtizedekben kezdett megjelenni. Így, bár egyes vizsgálatok (pl. Baker és mtsai 2015) abszolút értékben hosszú időtávot, csaknem 30 évet átfognak, az erdő életciklusához képest a rendelkezésre álló megfigyelések még mindig nem ténylegesen hosszútávúak. A fenntartható erdőgazdálkodási módok megtartják az erdő ökológiai szerkezetének, funkciójának és fajkompozíciójának folyamatosságát (Lindenmayer és mtsai 2012), és teret adnak az erdőben természetesen zajló folyamatoknak (Bauhus és mtsai 2013), illetve ki is használják azokat (felújulás, Keresztes és Meggyesfalvi 2006). A jó elképzelés megvalósításának mikéntjéről folyamatos szakmai viták

folynak (pl. Fischer és mtsai 2015), bár közben a gyors és drasztikus, világméretű változások (éghajlatváltozás) tükrében a fenntarthatóság és természetesség kérdése is új megvilágításba kerül (pl. Brang és mtsai 2014).

Persze nem beszélhetünk zavartalan természetességről egyetlen erdőállományon belül; a fragmentáció, vagyis az, hogy a megmaradt természetközeli élőhelyek zsugorodnak és távolodnak egymástól, szintén nagy fenyegetés a biodiverzitásra nézve (pl. Standovár és Primack 2001). A közvetlen környezeten kívül tehát ismeretes, hogy a tágabb táji környezet is fontos hatással bír egy adott élőhely közösségének alakulásában – akár pozitív, akár negatív irányban. A táji környezet egy gyengén feltárt, ismeretlen erdőállomány biodiverzitásbecslésének alapjául is szolgálhat (Priego-Santander és mtsai 2013). Épp a táji környezet változatosságának, gazdagságának átmentésére lehetnek alkalmasak a hagyásfacsoportok, különösen, ha közelükben a rekolonizáció forrásául szolgáló, érintetlen állományok is maradnak (Oldén és mtsai 2014).

A mezőgazdasági tájba ékelődött erdőfoltok esetében a környező táj változatossága általában növeli a fajgazdagságot, bár hatása a különböző ökológiai igényű (zárterdei specialista, erdőszéli, nem erdei) fajok esetében más és más (Jamoneau és mtsai 2011; Vinter és mtsai 2016). Kimutatták, hogy az erdőfoltokat ölelő nyílt táji elemek (mátrix) tulajdonságai legerősebben az erdőfoltokban megjelenő, de nem erdei fajokra vannak hatással, a szigorúan erdei fajok szempontjából inkább a mátrix átjárhatósága életbevágó (Jamoneau és mtsai 2011). Táji változatosságról azonban nem csak ennyire radikálisan különböző élőhelyek kapcsán beszélhetünk; egy erdővel borított tájon belül is találunk táji heterogenitást. Ilyen például az intenzíven kezelt és a természetközeli, felhagyott erdők különbsége, amikor a természetközeli foltok folyamatainak hatása érződik az intenzívebben kezelt erdőkben is: a felhagyott foltok segítik a specialista, erdei fajok fennmaradását addig, amíg az intenzíven kezelt állomány eléri a szukcesszió megfelelő stádiumába (Baker és mtsai 2014; Campatella és mtsai 2016).

2.3. Holtfa

Az erdők faállomány-szerkezetének fontos, ám a kezelt erdőkben háttérbe szoruló szerkezeti eleme a holtfa (Gustafsson és Hallingbäck 1988; Lesica és mtsai 1991; Ódor és Standovár 2001). Különös figyelmet érdemel, mivel önmagában is az erdők természetességének egyik alapvető indikátora (Brümelis és mtsai 2011; Cantarello és Newton 2008), még akkor is, ha – mint az indikátorok általában – indikátori funkcióját a mérési módszertől függően, változó sikerrel tölti be (Kunttu és mtsai 2015). Ezenkívül aljzatként sok növényfajnak otthont is ad:

több kísérletben igazolást nyert, hogy a kezelt állományok holtfamennyiségének növelése önmagában is növeli az ilyen fajok diverzitását (Vanha-Majamaa és mtsai 2007).

Többnyire hektárra vetített mennyiségi jellemzőin túl az erdő biodiverzitásának fenntartásában rendkívül fontos szerepet tölt be megfelelő változatossága is: az álló illetve a fekvő holtfa, a nagy- vagy kisméretű, az enyhén vagy erősen korhadt faanyag más-más élőlénycsoportok számára alkalmas élő- illetve táplálkozóhely (Csóka 2014). Az erdőkben természetes módon zajló folyamatok következtében folyamatosan rendelkezésre áll a holtfa valamennyi, adott társulásban elképzelhető formája, igaz, hogy egy-egy holtfa, mint élőhely mindig átmeneti. Ettől még azonban a sokáig fennmaradó, hosszan állandó holtfának, sőt, kimondottan a már öreg holtfának is fontos szerepe lehet egyes élőlénycsoportok megmaradásában (pl. Santaniello és mtsai 2017). Sajnálatos tapasztalat azonban, hogy Európában még a természetközelinek tekintett erdőkben is kevés és csekély változatosságú holtfát találunk (Müller és mtsai 2015).

A mohák számára a megfelelő mennyiségű és minőségű holtfa jelenléte közvetlenül meghatározó. A fa aljzaton megjelenő moháknak több típusa van: megkülönböztetünk kéreglakó (epifiton) és korhadéklakó (epixyl) fajokat; utóbbiak a már kergét vesztett, korhadt faanyagot használják aljzatnak. A legtöbb faj e tekintetben nem obligát, mindkét aljzaton meg tud telepedni, illetve más aljzatokon (talajon, sziklákon) is előfordul (Ódor 2014). Elsősorban a kéreglakó fajokra jellemző, hogy a különböző fafajokon eltérő fajösszetételű mohaközösségek alakulnak ki, a fajok eltérő kéregpreferenciája miatt (Ódor és mtsai 2013), de a lombos- és tűlevelű faanyagon megjelenő mohaközösség még a korhadéklakók esetében is eltér (Táborská és mtsai 2015). Az epixyl közösségekben szukcessziót is megfigyelhetünk: a különböző korhadási fázisban levő holtfán eltérő fajösszetételű mohaközösségeket találunk, így az eltérő bomlási fázisok egyidejű jelenléte a mikrohabitatok számának és változatosságának növelése révén jelentősen növelheti a fajgazdagságot (Ódor és van Hees 2004). A holt faanyag mérete szintén fontos: a nagyobb rönkökön több faj telepszik meg a mikroélőhelyek nagyobb változatossága miatt, ráadásul e nagyobb rönkök hosszabb időn át maradnak elérhetőek, ami az ilyen, mindenképpen átmeneti élőhelynél fontos szempont (Kruys és mtsai 1999; Ódor és van Hees 2004; Ódor és mtsai 2006; Rambo és Muir 1998). Számos összehasonlító vizsgálat azt mutatja, hogy az elérhető holtfa változatossága miatt éppen az epixyl mohaközösségek különböznek egymástól legerősebben a különböző intenzitású kezelés alatt álló erdőkben (Andersson és Hytteborn 1991; Gustafsson és Hallingbäck 1988; Lesica és mtsai 1991; Ódor és Standovár 2001; Rambo és Muir 1998). A holtfa ezenkívül az egyéb szubsztrátokon előforduló mohaközösségekre is hatással lehet. Ódor és Standovár (2002) kimutatta, hogy az

epixyl és epilitikus (sziklalakó) mohaközösségek fajösszetétele – természetközeli bükkösökben – jelentősen átfed, a sziklakibukkanások közti holtfa-felhalmozódás pedig növeli az epilitikus mohaközösségek diverzitását.

Az edényes növényzet számára is szolgálhat aljzatul a holtfa, azonban ez inkább a korhadás előrehaladott állapotára jellemző, kifejezetten holtfa-specialista edényes növények nincsenek (Ódor 2014). Tülevelű erdőkben, illetve láperdőkben az erdő felújulásában is nagy szerepe van a holtfának, mert a magoncok elsősorban az elhalt törzseken tudnak megtelepedni (Tóth 2010).

Van azonban a holtfának egy másik aspektusa, amely az erdei aljnövényzet valamennyi tagja szempontjából jelentős: a bomlás folyamán lassan szabadulnak fel belőle a tápanyagok, ezért hosszú időn át folyamatos tápanyagforrásként és szénraktárként szolgál (Bidló és Szűcs 2014). E tulajdonságánál fogva az erdő tápanyagkörforgásában is különösen fontos szerepet tölthet be (Kappes és mtsai 2007), illetve a benne tárolt szén mennyisége a globális folyamatok tükrében is jelentős (Bidló és Szűcs 2014).

Magyarországi kezelt erdeinkben a holtfa mennyisége az európai átlagnak megfelelő (Bölöni és Ódor 2014; Bölöni és mtsai 2017). A minőségi összetétel nem egyenletes: sok esetben a holtfa tömegének jelentős részét is a vágásokkor keletkezett hulladék adja. A vágáshulladékként keletkezett, apró holtfadarabok távolról sem értéktelenek: több rovar- és gombafajnak is obligát élőhelyei (Nordén és mtsai 2004a, 2004b), ezenkívül biomassa-erőművekbe való elszállításuk a moha-, különösen a májmohaflórára is jelentős negatív hatást gyakorol (Åström és mtsai 2005), ezzel együtt azonban egymagában a holtfa ökológiai funkciójának csak vékony szeletét képes betölteni.

2.4. Fény hatása az aljnövényzetre

Lombhullató erdőkben az aljnövényzet számára a fény mindenképpen az egyik, ha nem a legerősebben meghatározó tényező (Neufeld és Young 2014). Bár a fény tulajdonságai a mikroklimatikus tényezők közé tartoznak, a vizsgálatunkban talált különös fontosságuk miatt itt külön foglalkozom velük.

Az összefüggő lombkoronaszintű, mérsékelt övi erdők talajának fényviszonyait a faállomány szerkezete (faji összetétel, levélfelület index [leaf area index – LAI], koronaszintek, szukcessziós stádium) határozza meg. Az árnyékolás távolról sem kizárólag a fény hiányát jelenti; az árnyékoló lombkorona az egyéb mikroklimatikus viszonyokat is meghatározza (Valladares és mtsai 2016).

Az erdő talaján kétféle fény érhető el: a lombkorona szűrőjén áthaladó diffúz fény, és a lombkorona hiányain, kiszámíthatatlan tér- és időbeli eloszlásban besurranó közvetlen besugárzás (fényfoltok). A fényfoltok, bár időtartamuk kiszámíthatatlan és nem túl hosszú, a teljes foton fluxus denzitás 40–80%-áért felelnek (Percy és mtsai 1996). Megjelenésükre az árnyéktűrő növények általában gyorsabban és hatékonyabban reagálnak, mint a fényigényesebb fajok (Chazdon és Percy 1991), illetve a mohák gyorsabban, mint az edényesek (Kubašek és mtsai 2014).

Az egyes fajok fajra jellemzően eltérő mennyiségű és minőségű fényt eresztenek át. Jellemzően az újulati korban árnyéktűrő fajok (pl. bükk) kevesebb fényt eresztenek át, mint a korai szukcessziós stádiumú, fényigényesebb fajok, így az egyező fajú újulat számára kedvező fényviszonyokat teremt az anyanövény (Canham és mtsai 1994). Kimerítő áttekintést nyújt a témában Angelini és mtsai (2015) szemléje.

A talajra jutó fény összmenyisége sok esetben erős pozitív kapcsolatot mutat a lágyszárú aljnövényzet fajgazdagságával és produktivitásával is (Hart és Chen 2008; Mölder és mtsai 2014; Tinya és mtsai 2009a). Ez a jelenség az állomány gyérítése, valamint lécek képzése kapcsán jól kutatható. A kezelések nyomán fényben gazdagabb állományokban a lágyszárú aljnövényzet fajgazdagsága növekszik (Ares és mtsai 2009; Kelemen és mtsai 2014).

A hosszú ideje folyamatosan erdővel borított, ősi lombhullató állományok indikátorai – erős regionális változatossággal (Hermy és mtsai 1999) – egyes árnyéktűrő fajok (pl. Schmidt és mtsai 2014). Maga az árnyéktűrés koncepciója is az erdőkkel kapcsolatban került be az ökológiai gondolkodásba (Valladares és mtsai 2016). Épp az árnyéktűréshez alkalmazkodott fajok fontossága miatt a fény szerepe a zárt erdőkben kissé ellentmondásos: a túl sok fény sok esetben a fénykedvelő, elsősorban nem erdei fajoknak kedvez (Härdtle és mtsai 2003; Tonteri és mtsai 2016). A fény csak addig mutat pozitív összefüggést a fajgazdagsággal, amíg a gyorsan kolonizáló, agresszív fajok nem válnak uralkodóvá a vizsgálati területen (Hofmeister és mtsai 2009), ezért sok esetben a lombkorona-záródás erősödése a zárterdei fajok abundanciájának növekedését vonja maga után (Vockenhuber és mtsai 2011; Burke és mtsai 2008). Ugyanakkor az is ismert, hogy ez a hatás csak egy bizonyos pontig érvényesül; e pont után a fény hiányát már az árnyéktűrő, zárterdei fajok is megsínylik (Plue és mtsai 2013).

Az erdő talajára jutó fény mennyiségét egyértelműen a lombkorona összetétele és szerkezete határozza meg, de az alsó lombkoronaszint, illetve a magasra növő lágyszárúak hatása szintén alapvető a talajszint fényviszonyaira (Bartemucci és mtsai 2006), így a felső lombkoronaszint záródása a talaj vegetációjára közvetlenül már nem feltétlenül hat.

A fényviszonyok heterogenitása – sok más forrás heterogenitásához hasonlóan – számos tanulmány szerint pozitív kapcsolatban áll az aljnövényzet fajgazdagságával; az elérhető fény mennyisége mellett ez is fontos tényező (Moora és mtsai 2007; Standovár és mtsai 2006; Tinya és mtsai 2009a). Ugyanakkor ezzel ellentétes eredmények is vannak, ahol a fény kis léptékű heterogenitása nem mutatott kapcsolatot az edényes aljnövényzet fajgazdagságával (Mölder és mtsai 2008).

Az sem mindegy, hogy milyen állományban folynak a vizsgálatok, a fény szerepe nagyban függ ettől. Härdtle és munkatársai (2003) kimutatták, hogy míg a felszíni víz által meghatározott állományokban (pl. égerláp) az aljnövényzet gazdagsága alapvetően a vízzel, és nem a fénnel korrelál, addig tölgyesekben illetve tölgyelegyes bükkösökben a lombkorona záródása fontos tényező, elegendően bükkösökben pedig az erősebb fény inkább a nem erdei fajoknak kedvez (Godefroid és mtsai 2006).

A mohák fényhez való viszonyulása még kevésbé egyértelmű. A mohákat hajlamosak vagyunk alapvetően árnyéktűrőnek tartani, bár ez a csoportnak nem inherens tulajdonsága (Marschall és Proctor 2004). A fényfoltok megjelenésére a mohák sokkal rugalmasabban reagálnak: akár tízszer gyorsabban indul be a fotoszintézis, mint az edényes növények esetében (Kubásek és mtsai 2014). Ennek hátterében a tanulmány szerzői szerint az edényesek lassan nyíló sztómái állhatnak.

A fény és a mohaközösség összetétele közti kapcsolat tekintetében vegyesek az eredmények; Härdtle és mtsai (2003) nem találtak kapcsolatot, míg Mills és Macdonald (2005) bolygatatlan mikroélőhelyeken igen. Erdőfragmentumok vizsgálatakor Gignac és Dale (2005) azt találta, hogy a mohák változatossága nagyobb az árnyékos, párásabb erdőbelsőben, mint a szélek közelében, ugyanakkor több tanulmány finom skálánál talált pozitív összefüggést a fény és a mohák fajgazdagsága között (Moora és mtsai 2007; Mills és Macdonald 2005). Tinya és munkatársai (2009a) eredményei is alátámasztják, hogy a fény több térléptékben is szignifikánsan hat a mohaközösségre, Bergamini és munkatársai (2001) pedig unimodális összefüggést találtak a fényintenzitás és a mohák produktivitása között, vagyis eredményük szerint a mohák számára a közepes fényerősség a legkedvezőbb.

2.5. Talaj- és aljzatviszonyok, valamint a mikroklíma hatása az aljnövényzetre

A talaj, illetve az azt borító avar tulajdonságai alapvetően meghatározzák az aljnövényzet életfeltételeit, olyannyira, hogy társulásainkat részben ilyen alapon definiáljuk (különös tekintettel a pH-ra, mely az aljnövényzet szerkezetében is fontos faktor lehet, McIntosh és mtsai

2016). A talaj egyes tulajdonságai nem egyforma módon és súllyal befolyásolják az eltérő növényi életformák fajgazdagságát. Erdők esetében a humusz index erős, lineáris összefüggést mutat az állomány szukcessziós stádiumával (Ponge és Chevalier 2006), sőt, bizonyos esetekben a látható növényzet jellemzőiből következtetni lehet a talaj egyes tulajdonságaira is (Naqinezhad és mtsai 2013). A talajon és a talajból élő növények, így egy erdőben legnagyobb súllyal a fák főleg a lombavaron keresztül erősen visszahatnak a talaj jellemzőire (Hättenschwiler és mtsai 2005; von Arx és mtsai 2012), így befolyásolják a tápanyag-körforgással kapcsolatos ökoszisztéma-funkciókat, például a szén mineralizációját (Fanin és Bertrand 2016; Xu és mtsai 2013), nemcsak élő, hanem elpusztult állapotukban is (Kappes és mtsai 2007). A talaj alakításában a fák mellett a cserjék és lágyszárúak (Gray és mtsai 2012), valamint a mohák (Carter és Arocena 2000) is szerepet játszanak. Az ősi és a másodlagos erdők a fajösszetételen kívül talajukban is különböznek (Paal és mtsai 2011).

A talaj minősége arra is hatással van, hogy a növények a többi forrással milyen kapcsolatot mutatnak (Härdtle és mtsai 2003; van Couwenberghe és mtsai 2011), illetve a talaj tulajdonságai sem a többi faktortól függetlenül hatnak. Több tanulmány foglalkozik a lombkorona-záródás és a talaj-pH összefüggő hatásaival (pl. Tyler 1989; van Couwenberghe és mtsai 2011). Eredményeik szerint az aljnövényzet fajainak tömegességét lokálisan a lombkorona zártsága, míg a fajösszetételt, vagyis a fajok előfordulási valószínűségét a talaj pH-ja befolyásolja jobban, és a két tényező eltérő kombinációi más-más (jól prediktálható) közösséget eredményeznek. Az egymással kollinearitást mutató talaj- és koronajellemzők az ökológiai jellegek szerint képzett fajcsoportok varianciájának ötven százalékát magyarázták (Ikauniece és mtsai 2013).

A talaj tápanyagtartalmának növekedése a jobb forráshasznosítású edényeseknek kedvez, és így áttételesen, a kompetíció növekedése által a mohákat hátrányosan érinti. Persze a talaj minősége ilyen esetben sem az egyetlen ható tényező: a foszfortartalom növekedése miatti talajeutrofizáció csak intenzív besugárzás mellett okozza a mohák lágyszárú fajok, pl. csalán (*Urtica dioica* L.) általi kompetitív kizárását (De Keersmaeker és mtsai 2004). Sok vizsgálat foglalkozik a talajok légszennyezés miatt megnövekedett légköri nitrogénüledésből származó magasabb nitrogéntartalmának hatásaival. Ez alapvetően megváltoztatja az aljnövényzet összetételét, bár hatásai nem függetlenek az állomány szukcessziós állapotától és topográfiájától (Small és McCarthy 2005). Ugyanakkor a nitrogén üledésével párhuzamosan az erdőkben egyéb, látványos ökológiai folyamatok is zajlanak, melyek a „trágyázáshoz” hasonló hatásokkal bírhatnak. A szukcesszió folyamán a talaj pH-ja csökken, szervesanyag- és foszfortartalma növekszik (Marcos és mtsai 2007; Tárrega és mtsai 2007), az egyre jobban

záródó lombkorona és a gyorsabban lebomló avar miatt külső nitrogén hozzáadása nélkül is megnövekszik az árnyéktűrő, tápanyagigényes fajok részesedése – bár a ténylegesen jelen lévő megnövekedett nitrogéntartalom hatása az állomány esetleges későbbi nyíltabbá válása esetén minden bizonnyal megmutatkozik (Verheyen és mtsai 2012). Más vizsgálatok is alátámasztják, hogy a légkörből származó nitrogén szerepe egyes esetekben tulajdonképpen nem jelentős, mert az észlelt változások fő hajtóereje a természetes szukcesszió (Köchy és Bråkenhielm 2008). Az általunk vizsgált erdőkben és Európában számos más helyen éppen ez történik: a hagyományos erdőkielési módok felhagyása (Dzwonko és Gawroński 2002), vagyis tulajdonképpen a természetes szukcesszió működésbe lépése vezet a kilúgozott, tápanyagban szegény talajok, és ezáltal a teljes erdei növényközösségek átalakulásához. A két tényező (légköri nitrogén okozta eutrofizáció, korábbi gazdálkodási módok felhagyása) együttes hatása is kimutatható (Heinrichs és Schmidt 2017), és a légszennyezés hatása minden bizonnyal jelen van az olyan vizsgálatokban is, amelyekben külön nem foglalkoznak vele.

A globális folyamatokkal kapcsolatban kiemelendő az erdők szénraktározó kapacitása. Mivel a szárazföldi bioszférában a talajban van a legtöbb szerves szén (Jobbágy és Jackson 2000), számos tanulmány foglalkozik azzal, hogy a szén és a nitrogén mineralizációját mi és hogyan határozza meg, nagyobb térléptékben például a klíma és a talaj, állományi szinten azonban a fafajdiverzitás vagy az egyes fafajok jellemzői (Vesterdal és mtsai 2013). A talajban mélyebben tárolt, az éghajlatváltozás tekintetében különösen fontos maradó szén frakció növekedéséhez leginkább több fafaj elegyes állománya járul hozzá (Ahmed és mtsai 2016; Andivia és mtsai 2016). A fa még pusztulása után is fontos szerepet játszik a talaj tápanyagviszonyainak alakulásában, így a szerves szén mineralizációjában is (Bidló és Szűcs 2014). A szén raktározásában illetve a nitrogén mineralizációjában nagy borítás esetén a mohaszint (Wilson és Coxson 1999) és a lágyszárú aljnövényzet (Wang és mtsai 2014) hatása sem elhanyagolható.

A mohák eltérő fiziológiájuk miatt egészen másképp függenek a talajtól, a tápanyagviszonyok itt nem annyira játszanak szerepet. A különféle aljzatok (szubsztrát) elérhetősége azonban a mohaközösség kompozíciójának egyik legfontosabb meghatározója (Berg és mtsai 2002; Fritz és mtsai 2009; Spitale 2017). A talajlakó mohák fajgazdagságát a talaj tulajdonságai, nedvessége és pH-ja erősen befolyásolják (Mills és Macdonald 2005), és a pH a holtfán előforduló mohák esetében sem közömbös (Táborská és mtsai 2015).

Az aljnövényzetben található lágyszárúak és a talajlakó mohaközösségek kialakulását minden idős erdőben, de a lombhullató erdőkben különösen gátolja az avar felhalmozódása (pl. Ujházy és mtsai 2017), bár a szukcesszió kezdeti stádiumában, például tarvágás után a talajt

valamelyest védő, mérsékelt avarrétegnek facilitáló szerepe is lehet, különösen a zárterdei körülményekhez adaptálódott mohák esetében (Dynesius és mtsai 2008), illetve hőszigetelő jellege miatt a korai geofitonok növekedésére is lehet pozitív hatása (Baltzinger és mtsai 2012). Elegyetlen fenyvesben a talaj moha- és lágyszárú vegetációjának egyik legerősebb meghatározója (McIntosh és mtsai 2016). A mohák csak ott tudnak megtelepedni, ahol az avar valamilyen bolygatás miatt hiányzik (pl. utak mentén, gyökértányérokon, von Oheimb és mtsai 2007a; vagy akár a borz kotorékán, Kurek és Cykowska-Marzencka 2016). A lombavar gátolhatja a mohák növekedését egyrészt fizikailag, másrészt közvetlen allelopatikus hatásokkal is (Rincon 1988; Startsev és mtsai 2008). Hatása függ a mikroélőhelytől és a moha növekedési formájától (akrokarp vagy pleurokarp) is (Schmalholz és Granath 2014).

A mikroklíma, vagyis az éghajlati tényezők régióon belüli „finomhangolása” szintén elvitathatatlan jelentőségű. Ugyanúgy, ahogy a talaj esetében, de sokkal közvetlenebbül érzékelhető módon a területen található ökoszisztéma az, ami viszonyait kialakítja, jelentős részben például a fényviszonyok/talajra jutó besugárzás módosítása által (Valladares és mtsai 2016).

Az erdei lombkorona alatti mikroklímára kiegyenlítettség jellemző: különösen a tenyészidőszakban (Morecroft és mtsai 1998) a szegélyektől az állomány belseje felé haladva a nappali hőmérséklet a közvetlen besugárzás lombkorona általi mérséklése miatt csökken, az éjszakai hőmérséklet pedig a kisugárzás mérséklése miatt növekszik, mind a levegő, mind a talaj esetében. A páratartalom növekszik; a légmozgás csökken (Chen és mtsai 1995). A talaj és a levegő hőmérséklete, bár megegyező irányban, de nem egyező mértékben változik: a talaj hőmérséklet- és nedvességviszonyait még egy réteg, az avar is jelentősen befolyásolja, mely közvetítőként működik a talaj és a levegő között (Ogée és Brunet 2002). A moderáló hatás miatt az éghajlatváltozás kapcsán a kérdés még nagyobb figyelmet kap (von Arx és mtsai 2012): a klímaváltozási előrejelzések többnyire durva térléptékekkel dolgoznak, nem számolva például az öreg erdők kis léptékű, de jelentős kiegyenlítő – de legalábbis késleltető – hatásával (De Frenne és mtsai 2013). Ez a tény ismételten felhívja a figyelmet a még meglévő öreg állományok védelmének fontosságára (Frey és mtsai 2016).

A változó mértékben zárt lombkorona alatti, változatos mikroklíma az erdők felújulásában különösen fontos szerepet játszik, és lélekben kedvelt kutatási téma (pl. Badano és mtsai 2015; Martínez Pastur és mtsai 2011).

Az erdőállományok belsejében általában kiegyenlítettebb viszonyok ellenére megfigyelték, hogy az erdőállományon belüli mikroklímában is ugyanolyan nagyságrendű különbségek vannak, mint az erdő és a nyílt területek között (Grimmond és mtsai 2000); illetve hogy a

kiegyenlítő hatás nem meglepő módon csak bizonyos koronazáródás felett érvényesül, ezalatt akár ellentétes is lehet (von Arx és mtsai 2013). A hatás a lombos és tűlevelű állományok esetében is jelentősen eltér (von Arx és mtsai 2012; Vukov és mtsai 2016).

A kiszáradást tűrő, ám az ellen nem védekező mohák párás, hűvös feltételek között változatosabb közösségeket hoznak létre, a szubsztrát tulajdonságaitól függetlenül is (Heilmann-Clausen és mtsai 2005; Ódor és van Hees 2004; Ódor és mtsai 2006). Az epifiton mohaközösség borítását fajgazdag, trópusi esőerdőkben, egy makroklimatikus és földrajzi régió belül alapvetően a páratartalom határozza meg (Karger és mtsai 2012).

Mérsékelt övi erdőkben a mikroklimatikus tényezők markáns gradienseit előállító erdőszegélyekben és lékekben jól látható és erősen kutatott az aljnövényzet fajainak eltérő preferenciája (Gálhidy és mtsai 2006), de kevés tanulmány szolgál konkrét hőmérséklet- és páratartalom-mérésekkel. Ennek oka lehet e mérések nehézkes volta (Karger és mtsai 2012), vagy a gyakrabban felvett tényezők (különösen a fény és a talajnedvesség) hőmérséklettel és páratartalommal való erős összefüggése is. Emiatt a páratartalom, a talajnedvesség, a hőmérséklet és a fény egymástól független hatását nehéz kimutatni. Mindazonáltal Leuschner és Lenzion (2009) tanulmányában németországi bükkösökben kimutatta a levegő páratartalmának lágyszárú borításra gyakorolt, a talaj nedvességétől és a fénytől elkülöníthető hatását is, Helm és munkatársai (2017) pedig ember általi bolygatásoknak kitett, mérsékelt övi hegyvidéki erdőállományokban mutatták ki a hőmérséklet emelkedésének a lágyszárú közösség összetételére bolygatásoktól függetlenül gyakorolt hatását.

3. Anyag és módszer

3.1. A vizsgálati terület bemutatása

Kutatásunkat az Őrségi Nemzeti Park területén végeztük (É46°51–55'; K16°07–23'), 35 vizsgálati területen. A környék topográfiája a lankás dombvidékekre jellemző: a tengerszint feletti magasság 250–350 m közötti, a terepet széles völgyek és meredek, de nem túl magasra törő dombok jellemzik. Az alapkőzet üledékes kőzetekből, elsősorban agyaggal kevert kavicsból áll, melyet a dombtetőkön, a kevésbé intenzív gazdálkodástörténetű területeken többnyire pszeudoglejes és agyagbemosódásos barna erdőtalaj, a korábban intenzívebben művelt területeken erősen kilúgozott, kiszáradásra hajlamos kavicsos váztalaj, míg a völgyekben inkább tápanyagban gazdagabb, agyagbemosódásos barna erdőtalaj vagy rossz szellőzésű láp és réti jellegű talajok borítanak (Tímár és mtsai 2002). A talaj savas kémhatású (a felső 10 cm-es réteg vizes pH-ja 4,0 és 4,8 közötti), tápanyagszegény. Az évi középhőmérséklet 9,0–9,5 °C, az évi átlagos csapadékmennyiség 700–800 mm (Dövényi 2010).

Vizsgálatunkat azért az országnak e szegletében végeztük, mert itt részben éghajlati–növényföldrajzi, részben pedig gazdálkodástörténeti okoknál fogva rendkívül változatos az erdők faállománya: sokféle fafajösszetételű és állományszerkezetű erdőt találunk egymás közelében, abiotikus adottságaikat (klíma, domborzat, talaj) tekintve hasonló, így jól összehasonlítható élőhelyeken. A vizsgálati területen viszonylag sok fafaj jut állományalkotó szerephez, így a bükk (*Fagus sylvatica* L.), a kocsányos és a kocsánytalan tölgy (*Quercus robur* L. és *Q. petraea* L.), a gyertyán (*Carpinus betulus* L.), az erdeifenyő (*Pinus sylvestris* L.) és a lucfenyő (*Picea abies* [L.] Karst.) is, melyek monodomináns és kevert állományokban egyaránt előfordulnak. A különféle elegyfajok – például a nyír (*Betula pendula* Roth.), a rezgőnyár (*Populus tremula* L.), a szelídgesztenye (*Castanea sativa* Mill.) és a madárcseresznye (*Prunus avium* L.) – is nagy fajgazdagságban és viszonylag magas arányban vannak jelen (Tímár és mtsai 2002).

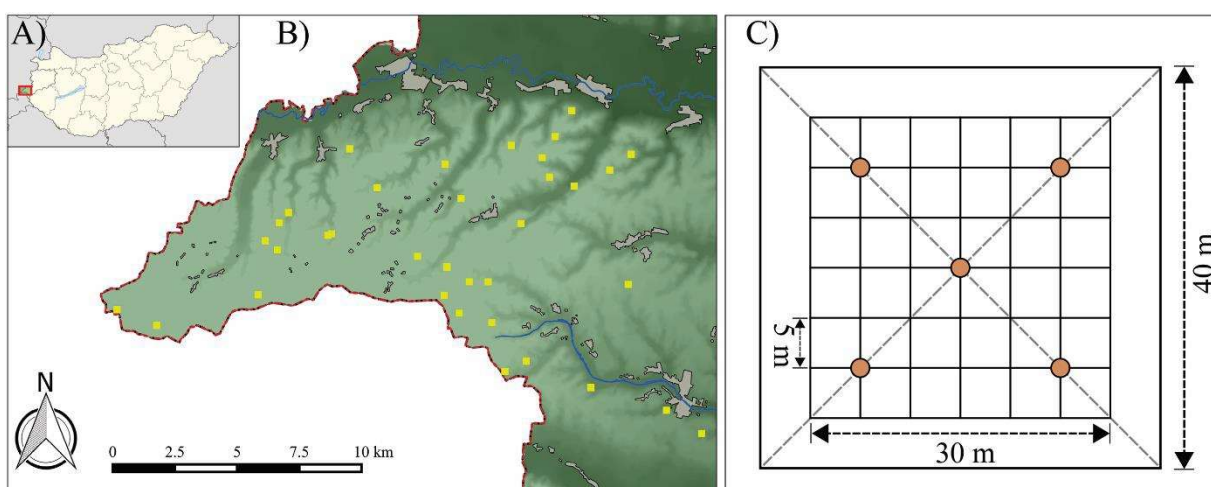
Az Őrség és a Vendvidék erdeiben háromféle éghajlati hatás érvényesül: az alapvetően kontinentális éghajlatot erősen befolyásolja a hegyvidék közelsége (szubalpin régió), sőt, e nyugati végeken már némi atlanti hatás is érzékelhető. E speciális biogeográfiai helyzet miatt az erdők változatossága minden bizonnyal ősi állapotukban is jelentős lehetett, az adott lokáció pontos topográfiája, mikroklímája nyomán.

A táj erdőképének jelenlegi nagy változatossága azonban nemcsak ennek köszönhető, hanem a terület sajátos kezeléstörténetének is, amelynek legfontosabb állomásait alább Tímár és mtsai 2002-es, valamint Gyöngyössy 2008-as publikációjára támaszkodva mutatom be. A tizenkettedik század után az extenzív mezőgazdálkodás elterjedésével a terület erdősültsége csökkent. Részben a volt erdőterületek mezőgazdasági művelése, részben az erdőhasználat egyéb formái (pl. erdei legeltetés, alomszedés) folytán a talaj kilúgozódott. Ezt erősítette egy sajátos, az itteni éghajlati és talajviszonyokhoz alkalmazkodó szántási forma, a bakhátalás. Ez egy speciális szántási forma, melynek során szabályos közönként háta és mélyedések alakulnak ki. Ez a terület éghajlata és talajjellemzői miatt erősíti az eróziót. A tizenkilencedik századtól az extenzív váltógazdálkodás visszaszorult, a terület visszaerdősödött, de a kilúgozott talajokra először nem az eredetileg honos mezofil erdők települtek vissza, hanem főleg acidofrekvens pionír fafajokkal (pl. nyír, nyár) elegyes erdeifenyvesek. A természetes szukcesszió folyamán fokozatosan visszalombosodó erdők persze nem maradtak hasznosítás nélkül: a mai napig jelen levő kisparaszti, szálaló gazdálkodás mellett a huszadik században megjelent az állami, nagyüzemi gazdálkodás is, vágásos üzemmódot követve. Napjainkban a savanyú fenyvesek természetes szukcessziója folytatódik, így az acidofrekvens elemek lassan visszaszorulnak, helyüket üde tölgyesek, bükkösök veszik át. Hasonló jelenségek Európában máshol is megfigyelhetők (pl. Dzwonko és Gawroński 2002). A változatos gazdálkodási formák és az erdők sokféle szukcessziós állapota együttesen rendkívül változatos erdőképet alakít ki a területen. Ezenkívül a terület különleges lehetőséget kínál a természetközeli, szálaló gazdálkodás hatásainak és lehetőségeinek vizsgálatára, mert Magyarországon szinte egyedülálló módon ebben a régióban ez a gazdálkodási forma hosszú idő óta megszakítás nélkül jelen van (Czirok 1999).

3.2. Adatgyűjtés

Vizsgálatunkat az Őrség és a Vendvidék 35 erdőállományában végeztük (1.A,B ábra). Az állományokat rétegezett random mintavételi módszerrel választottuk ki, az Állami Erdészeti Szolgálat adatai alapján. A vágásos gazdálkodású erdők közül a teljes mintavételi sokaságba csak területi viszonylatban idősebbnek számító (70–100 év) állományok kerültek be (szálalással hasznosított erdők kormegállapítása ilyen egyöntetűen nyilván nem lehetséges), ezenkívül valamennyi állományunk viszonylag sík, valamint víz (felszíni vízfolyás vagy magas talajvízszint) által közvetlenül nem befolyásolt területen helyezkedik el, így az általunk vizsgálni kívánt szempontok szerint jól összehasonlítható erdők kerülhettek a mintába. A

rétegzés alapját a faállomány-összetétel adta: a területen előforduló valamennyi fontosabb fafaj-kombináció szerepel a területeink között. A faállománycsoportok kialakítása az Országos Erdőállomány Adattár alapján történt. Megkülönböztettük a területen előforduló fő fafajok (bükk, összevonva tölgy, erdeifenyő) monodomináns állományait, valamint e három fafaj különböző mértékben kevert állományait. Az így kialakított faállománycsoportok megmintázása véletlenszerűen történt. A minták táji függetlenségére is ügyeltünk: területeink legtöbbje egymástól minimum 500 m-re helyezkedett el (egy kivétellel; ez a terület szerepel az erdőrezervátum-hálózatban, ezért obligát módon került be a vizsgálatokba). Valamennyi erdők az Őrségi Nemzeti Parkban, védett területen található.



1. ábra A. A vizsgálati terület földrajzi elhelyezkedése; B. A mintaterületek; C. A mintaterületek felosztása. A faállomány felvételei a 40×40 m²-es külső mintanégyszetben, a lágyszárú- és mohavegetáció felvételei a 30×30 m²-es mintanégyszetben zajlottak. A felvételeket 5×5 m²-es kvadrátonként végeztük. A talaj- és avarmintákat a sárgával jelölt pontokban gyűjtöttük.

A kiválasztott állományokban kijelöltünk egy-egy, az állományra jellemző szerkezetű, 40 m × 40 m-es mintaterületet a faállomány jellemzése céljából (1.C ábra). A mintaterületen elhelyezkedő fákról részletes felvételeket készítettünk: minden 5 cm-nél nagyobb mellmagassági átmérőjű (*diameter at breast height* – DBH) faegyednek rögzítettük a fajtát, mellmagassági átmérőjét, magasságát, valamint élő vagy holt jellegét. A fák elhelyezkedéséről ultrahangos távolságmérő és erdészeti buszola segítségével pontos térképet is készítettünk. A területen előforduló kocsányos és kocsánytalan tölgy egyedeket a határozás bizonytalanságai miatt nem különítettük el. Az adatelemzés során fafajspecifikus egyenletek felhasználásával (Sopp és Kolozs 2000) kiszámítottuk a faegyedek térfogatát, ezek alapján pedig meghatároztuk az elegyarányukat (térfogat alapján). Az állományok fafaj diverzitását a Shannon-diverzitással

fejlesztük ki (H') a fafajok relatív térfogata alapján ($H' = -\sum p_i \ln p_i$, ahol p_i az „ i ” fafaj relatív térfogata, Magurran 2004).

A mintaterületen álló holtfák térfogatát is kiszámítottuk, a teljes egészében kiszáradt álló holtfák esetében az élő fákkal megegyező képletekkel (DBH és magasság alapján), a kisebb tuskók esetében pedig átlagos átmérő- és magasságbecslés alapján, formájukat hengernek tekintve. A fekvő holtfa 5 cm-es átlagos átmérőnél vastagabb és 0,5 m-nél hosszabb példányait egyesével felvételeztük: hosszukat és átmérőjüket megmértük, elhelyezkedésüket a térképre berajzoltuk. A fekvő holtfa össztérfogatát az egyes darabokat hengernek tekintve, a hossz- és átlagos átmérőadatok alapján számítottuk ki, és az elemzéseknél hektárra vetítve, köbméterben adtuk meg (m^3/ha).

A 0,5 méternél magasabb, ám 5 cm mellmagassági átmérőnél vékonyabb fásszárúakat (cserjék és újulat, a továbbiakban cserjeszint) megszámláltuk, és kiszámítottuk hektárra vetített fajonkénti denzitásukat (db/ha).

Az elemzésekhez az élő fákat méretkategóriákba osztottuk mellmagassági átmérő alapján, 10 cm-enként, hogy kimutathassuk a különböző méretű fák aljnövényzetre gyakorolt, esetlegesen eltérő hatását. A későbbi vizsgálatokban a középső méretkategóriákat összevontuk, és csak az 50 cm-nél nagyobb mellmagassági átmérőjű fák szerepét vizsgáltuk külön, „nagy fák denzitása” címen (1. táblázat). A strukturális diverzitás értéke az egyes DBH-kategóriákba tartozó fák egyedszámának Shannon-diverzitásaként állt elő (Magurran 2004). A mohákat érintő elemzésekhez a mintanegyzet harminc legnagyobb mellmagassági átmérőjű faegyedének átlagos méretét (domináns fák átlagos mérete) külön is kiszámítottuk.

Az aljnövényzet (a mohák és a lágyszárúak, valamint a fél méternél alacsonyabb fásszárúak) mintavétele a $40 \text{ m} \times 40 \text{ m}$ -es mintaterület közepén elhelyezett, $30 \text{ m} \times 30 \text{ m}$ -es mintanegyzetben zajlott. Ezt a $30 \text{ m} \times 30 \text{ m}$ -es mintanegyzetet $5 \text{ m} \times 5 \text{ m}$ -es kvadrátokra osztottuk, és a tényleges adatrögzítést ezekben az egységekben végeztük (1.C ábra), egyrészt a jobb áttekinthetőség kedvéért, másrészt különböző térléptékű folyamatok vizsgálati lehetőségének megteremtése végett (e lehetőséggel Tinya és mtsai 2009a éltek is). Az aljnövényzet felvételezésére 2006 júniusában és júliusában került sor, így a tavaszi geofiton aspektus képviselői sajnálatos módon kimaradtak (bár egyes maradványok főként júniusban még látszottak, rájuk nézve a vizsgálatunk semmiképpen sem tekinthető reprezentatívnak).

A kvadrátokban abszolút borításbecslést (dm^2) végeztünk minden egyes moha- és lágyszárúfajra, valamint a fásszárúak fél méternél alacsonyabb képviselőire. A dolgozatomban bemutatott vizsgálatban kizárólag a talajon (és a talajon fekvő tereptárgyakon, jellemzően holtfán) előforduló mohákkal foglalkoztunk, a fák törzsének egyébként népes moha- és

zuzmóvegetációjával külön tanulmányok foglalkoznak (Király és Ódor 2010; Király és mtsai 2013; Lengyelé Király 2014; Nascimbene és mtsai 2012; Ódor és mtsai 2013). A fél méternél alacsonyabb cserjéket a lágyszárúakkal együtt elemeztük. Az edényes növények nómenklatúrája Simon Tibor (1992), a lombosmohák nómenklatúrája Erzberger és Papp (2004), a májmohák nómenklatúrája Grolle és Long (2000) munkáját követi.

A 30 m × 30 m-es mintanégyszetben az aljnövényzeten kívül az aljzattípusok területi megoszlását is feljegyeztük, jelesül a holtfa és a kibukkanó ásványi talajfelszín területét is kvadrátonként, dm²-ben becsültük. A lombkorona zártságát szferikus denziométerrel (Lemmon 1957), minden kvadrát közepén állva, 1,3 m-es magasságban, a négy fő égtáj irányába becsültük; az elemzések során a négy égtáj illetve a 36 kvadrát értékeit átlagoltuk (záródáshiány átlaga), a lombkorona-záródás heterogenitásának jellemzésére pedig a denziométeres becslések szórását (záródáshiány szórása) alkalmaztuk.

Az erdőtalajra jutó fény mennyiségének mérésére – többféle módszer kipróbálása után, ld. Tinya és mtsai 2009b – LAI-2000 Plant Canopy Analyzer eszközt használtunk (LI-COR Inc. 1992a, b). Ez a műszer a lombkorona alatti, relatív diffúz fény mennyiségét úgy határozza meg, hogy a mintaterületek mérésével párhuzamosan egy közeli, nyílt területen egy másik műszer a teljes besugárzást méri; a kettő különbségéből áll elő az erdőtalaj relatív megvilágítottsága. A denziométeres becslésekhez hasonlóan a LAI műszerrel is minden kvadrát közepén állva végeztünk mérést, 1,3 m-es magasságban, a négy fő égtáj irányába. A 30 m × 30 m-es kvadrátok fénnel kapcsolatos mutatóinak (relatív diffúz fény átlaga, relatív diffúz fény variációs koefficiense) előállításához e méréseket átlagoltuk, illetve az egyes kvadrátok átlagainak szórását számítottuk ki.

A mintáinkat körülvéő táji környezetet légifotók, térképek és az Országos Erdészeti Adattár adatai alapján mértük fel. Minden mintanégyszet 300 m-es körzetében becsültük az újulat (20 évnél fiatalabb erdős terület), az erdő (20 évnél idősebb erdős terület) és a nem erdős területek (rétek és szántók) arányát. A 2009-es elemzésekben külön kezeltük a környező erdőtípusokat is (1. táblázat). A táji diverzitást az egyes elemek Shannon-diverzitásaként definiáltuk.

A tájtörténetet a Habsburg Birodalom 1853-ban végzett Második Katonai Felmérése (Arcanum 2006) segítségével rekonstruáltuk és építettük be az elemzéseinkbe. A régi térképeken gyakorlatilag ugyanazt csináltuk, mint a jelenbeli táji környezet elemzésénél: a mintaállományok 300 m-es környezetében megállapítottuk az erdősültség százalékát, és feljegyeztük a rétek és szántók arányát is. Természetesen azt is megnéztük, hogy a felmérés idején magát a mintaterületet erdő borította-e; ezt bináris változóként szerepeltettük az elemzésekben.

Az avar és a talaj vizsgálatához a 30 m × 30 m-es mintanegyzetekben öt darab, szisztematikusan kihelyezett, 30 cm × 30 cm-es mintát vettünk 2009-ben (1.C ábra). Az egyes mintaterületek avar- és talajváltozóinak előállításakor az öt minta értékeit átlagoltuk. A minta az avar, valamint a talaj felső 10 cm-es rétegét tartalmazta. Az avar mért változói a következők voltak: tömeg, lombavar aránya, pH (vízben), szén- és nitrogéntartalom. A talaj esetében a következő változókat mértük: pH vizes szuszpenzióból potenciometrikus pH-mérővel mérve; kicserélődési és hidrolitikus aciditás titrálással (Bellér 1997); iszap- (<0,002 mm) és agyagfrakció (0,002–0,02 mm) aránya ülepitéses módszerrel (Cools és De Vos 2010); szerves szén- és nitrogéntartalom száraz égetéses elemanalízissel, Elementar vario EL III CNS műszer használatával (Elementar Analysensysteme GmbH 2000); ammónium-laktát-oldható foszfor- és káliumtartalom meghatározása kolorimetriás, illetve emissziós lángfotometriás módszerrel (Bellér 1997).

A mintaterületek mikroklimájának feltérképezése céljából páratartalom- és hőmérsékletmérést végeztünk a 30 m × 30 m-es mintanegyzetek középpontjában, 1,3 m-es magasságban, Voltcraft DL-120 TH típusú adatrögzítővel, három vegetációs időszakban összesen nyolc alkalommal (2009. június és október, 2010. június, augusztus, szeptember és október, 2011. március és május). A mérések 24 órán át tartottak, ötperces rögzítési gyakorisággal. A mikroklima felvételezését az összes mintaterületen öt napon belül végeztük (nyilván szerencsésebb lett volna az összes mintaterületet egyszerre felvételezni, de erre a műszerek elégtelen száma miatt nem volt mód). Két mintaterületen a teljes, ötnapos mérési periódus alatt referenciamérést végeztünk; az adatokat ehhez a referenciához viszonyítottuk. Az elemzésekbe a referenciától való eltérések átlag- és szórásértékei kerültek be (1. táblázat).

A mintaterületek földrajzi elhelyezkedését méter pontossággal adtuk meg, az Országos Vetületi Rendszer (EOV) koordinátái alapján.

Az elemzéseinkben használt háttérváltozókat, alapvető statisztikai adataikkal, esetleges transzformációjukkal és az ábrákon használt rövidítésekkel együtt összefoglalóan az 1. táblázat mutatja be.

3.3. Munkamegosztás

A terepi munkát az Őrs-erdő projekt tagjai együtt végezték, vizsgálataim nehezen különíthetők el a többi résztvevő munkájától. A terepi felvételezéseket többen együtt végeztük, a sokunk munkájából összeálló adatbázist valamennyien használjuk.

Az élő és holt faállomány, valamint a cserjeszint térképezésében az első próbavizsgálatoktól, 2005 ősztől kezdve részt vettem. Saját terepi vizsgálataim nagyobb része 2006 nyarán zajlott, ekkor végeztük el az erdők aljnövényzetének (cserjeszint, gyepszint, talajon előforduló mohák) részletes felvételezését. A faállomány térképezése is ebben az időszakban (de tenyészedőszakon kívül is) folyt. Az aljzatviszonyok, valamint a lombkorona-záródás denziométeres becslését az aljnövényzet felvételezésével párhuzamosan végeztük. A műszeres fénymérésben (LAI) is segédkeztem.

A terepi adatgyűjtés további részénél nem voltam ott, az adatokat munkatársaim bocsátották rendelkezésemre. A felvételekből utómunkával kinyerhető adatokat (pl. avar és talaj elemzése, táji változók stb.) szintén készen kaptam.

Az elemzéseket témavezetőm tanítása és tanácsai alapján, önállóan végeztem.

1. táblázat Az elemzésekben használt háttérváltozók, mértékegységük, alapvető statisztikai adataik és az esetlegesen végrehajtott logaritmus transzformáció jelölése (transzf.). DBH: mellmagassági átmérő. A csak a 2009-es elemzésben használt változókat *dőlt* betű jelzi, a termőhelyi jellemzők és a mikroklima adatok csak a későbbi vizsgálatokban szerepeltek. Zárójelben az ábrákon használt megnevezés (ha eltér).

Háttérváltozó	Mértékegység	Minimum	Átlag	Maximum	Transzf.
Fafajösszetétel					
Fafajszám	db	2,0	5,6	10,0	ln
Fafajok Shannon-diverzitása H'		0,1	0,8	1,8	ln
Bükk elegyaránya	%	0,0	27,9	94,4	ln
Gyertyán elegyaránya	%	0,0	3,9	21,8	ln
Tölgy elegyaránya	%	1,1	36,4	98,0	ln
Erdeifenyő elegyaránya	%	0,0	26,2	76,9	ln
<i>Lucfenyő elegyaránya</i>	%	<i>0,0</i>	<i>0,03</i>	<i>0,5</i>	ln
Elegyfajok elegyaránya	%	0,0	0,02	0,17	ln
<i>Bükk relatív denzitása</i>	%	<i>0,0</i>	<i>0,3</i>	<i>0,9</i>	-
<i>Tölgy relatív denzitása</i> <i>(tölgy aránya)</i>	%	<i>0,01</i>	<i>0,3</i>	<i>0,9</i>	ln
<i>Gyertyán relatív denzitása</i>	%	<i>0,0</i>	<i>0,2</i>	<i>0,7</i>	-
<i>Erdeifenyő relatív denzitása</i>	%	<i>0,0</i>	<i>0,2</i>	<i>0,5</i>	-
<i>Lucfenyő relatív denzitása</i>	%	<i>0,0</i>	<i>0,04</i>	<i>0,3</i>	ln

1. táblázat folytatás

Faállomány-szerkezet					
Fák denzitása	db/ha	217,8	593,4	1392,8	-
Cserjeszint (DBH<5 cm) denzitása (cserjedenzitás)	db/ha	0	952,1	4706,3	ln
<i>DBH 6–10 cm fák denzitása</i>	<i>db/ha</i>	<i>0</i>	<i>138,9</i>	<i>675,0</i>	-
<i>DBH 11–20 cm fák denzitása</i>	<i>db/ha</i>	<i>0</i>	<i>126,4</i>	<i>537,5</i>	-
<i>DBH 21–30 cm fák denzitása</i>	<i>db/ha</i>	<i>31,3</i>	<i>122,7</i>	<i>368,8</i>	-
<i>DBH 31–40 cm fák denzitása</i>	<i>db/ha</i>	<i>62,5</i>	<i>134,3</i>	<i>256,3</i>	-
<i>DBH 41–50 cm fák denzitása</i>	<i>db/ha</i>	<i>0</i>	<i>51,6</i>	<i>100</i>	-
Nagy fák denzitása (DBH>50 cm)	db/ha	0,0	17,1	56,2	ln
<i>Domináns fák átlagos mérete (domináns DBH)</i>	<i>cm</i>	<i>31,5</i>	<i>39,2</i>	<i>45,1</i>	-
Térképezett fák körlapösszege	m ² /ha	21,5	32,9	42,3	-
<i>Térképezett fák össztérfogata</i>	<i>m³/ha</i>	<i>264,2</i>	<i>471,9</i>	<i>680,2</i>	-
Átlagos DBH	cm	13,7	26,7	40,8	-
DBH variációs koefficiense		0,2	0,5	1,0	-
DBH osztályok Shannon-diverzitása		1,0	1,3	1,5	-
Álló holtfa térfogata	m ³ /ha	0,9	9,0	65,0	ln
Fekvő holtfa térfogata	m ³ /ha	0,2	10,5	59,5	ln
Holtfatérfogat	m ³ /ha	1,9	19,5	73,4	ln
Aljzat					
Holtfaborítás (holtfa)	m ² /ha	79,4	261,6	723,0	ln
Gyepszint borítás	m ² /ha	19,2	740,8	4829,3	ln
Mohaborítás	m ² /ha	16,6	247,4	2201,6	ln
Ásványi talajfelszín borítása	m ² /ha	8,6	146,8	472,2	-
Avarborítás (avar)	m ² /ha	7815	9367	9834	-
Fényviszonyok					
<i>Záródáshiány átlaga</i>	<i>%</i>	<i>4,0</i>	<i>10,9</i>	<i>23,2</i>	-
<i>Záródáshiány szórása</i>	<i>%</i>	<i>1,0</i>	<i>3,2</i>	<i>7,9</i>	-
Relatív diffúz fény átlaga (fény)	%	0,6	2,9	10,4	ln
Relatív diffúz fény variációs koefficiense	%	0,1	0,5	1,2	ln

1. táblázat folytatás

Táji változók					
Táji elemek Shannon-diverzitása H'		0,1	1,1	1,9	-
Erdők aránya	%	56,9	89,8	100,0	-
Bükkösök (>55%) aránya	%	0	8,6	71,0	-
Erdeifenyvesek (>55%) aránya	%	0	26,7	83,8	-
Lucfenyvesek (>55%) aránya	%	0	3,8	24,7	-
Tölgyesek (>55%) aránya	%	0	5,9	63,3	-
Vágásterületek aránya	%	0,0	5,7	23,0	ln
Nyílt területek aránya	%	0,0	4,7	45,3	-
Tájtörténet (1853)					
Erdők aránya 1853	%	24,0	76,6	100,0	-
Rétek aránya 1853	%	0,0	7,3	40,7	-
Szántók aránya 1853	%	0,0	16,2	61,3	-
Termőhely jellemzői					
Avar vizes pH		4,9	5,3	5,7	-
Avartömeg (30 cm × 30 cm)	g	105,4	147,7	243,1	-
Lombavar aránya	%	2,5	14,7	32,8	-
Avar széntartalma	%	42,9	65,7	78,1	-
Avar nitrogéntartalma	%	0,8	1,3	1,8	-
Talaj vizes pH		4,0	4,3	4,8	-
Talaj hidrolitikus aciditása		20,7	30,2	45,2	-
Talaj kicserélődési aciditása (aciditás)		3,9	15,3	30,5	-
Talajtextúra: agyag-iszap frakció aránya (agyag-iszap aránya)	%	27,6	52,0	68,6	-
Talaj széntartalma	%	3,3	6,5	11,5	-
Talaj nitrogéntartalma	%	0,1	0,2	0,3	-
Talaj AL-oldható foszfortartalma	mg P ₂ O ₅ /100g	2,0	4,3	9,4	-
Talaj AL-oldható káliumtartalma	mg K ₂ O /100g	4,0	7,7	13,1	-

1. táblázat folytatás

Mikroklíma					
Napi átlaghőmérséklet referenciától való eltérése	°C	-0,9	-0,1	0,7	-
Napi hőingás referenciától való eltérése	°C	-0,4	0,9	2,5	-
Napi átlagos páratartalom referenciától való eltérése	%	-1,8	0,8	3,3	-
Napi páratartalom-ingadozás referenciától való eltérése	%	-2,3	1,9	6,6	-

3.4. Adatelemzés

A fajösszetételt meghatározó háttérváltozók feltárására ordinációs módszereket hívtunk segítségül (Podani 1997; ter Braak és Smilauer 2002). A fajok és a mintaterületek áttekinthető kapcsolatrendszerét standardizált főkomponens-analízissel (Principal Component Analysis, PCA) tártuk fel, majd az egyes tengelyek mentén előálló grádiensek hosszának megállapításához detrendált korrespondencia-analízist (Detrended Correspondence Analysis, DCA) használtunk. Mivel a grádienshossz vizsgálatainkban három szórásegységnél rövidebbnek adódott, az elemzés további részében redundanciaanalízist (Redundancy Analysis, RDA) végeztünk. Ennek célja a fajkompozíciót befolyásoló háttérváltozók kimutatása volt.

A normalitás biztosítása érdekében elemzés előtt a függő változók esetében, valamint a háttérváltozók egy részénél (pl. fény változók, faállomány egyes tulajdonságait leíró változók, ld. 1. táblázat) természetes alapú logaritmikus transzformációt hajtottunk végre. Mind a mohák, mind a lágyszárú aljnövényzet elemzésekor csak a háromnál több mintaterületen előforduló fajokat vettük figyelembe, esetleges műtermékek (eredmények „torzulása” egy-egy területen nagy borításértékkel rendelkező fajok miatt) elkerülése végett. A PCA és az RDA során is fajokra centráltunk, és az összes háttérváltozót standardizáltuk (átlag nulla, variancia egy). Az RDA elemzésnél kézi előszelekciót végeztünk: Monte Carlo szimulációval (499 permutáció) valamennyi háttérváltozón F-tesztet végeztünk, és a modellszelekció során csak az önmagukban szignifikáns ($p < 0,05$) változókat használtuk. A végső ordinációs modellek kialakítása a legfontosabb változók egyenkénti beléptetésével (forward selection) történt. Csak olyan változók kerültek a végső modellbe, amelyek szignifikánsan javították a modell variancia lefedését. A kanonikus tengelyek és az egyes háttérváltozók variancia lefedését, valamint ennek

szignifikanciáját szintén Monte Carlo szimulációval teszteltük. A lágyszárúak elemzésénél a mintaterületek földrajzi elhelyezkedését leíró szélességi adatokat (EOV X-koordináta) kovariánsként beépítettük a modellekbe.

A sok élőlénycsoporttal dolgozó projektünk sajátossága, hogy az egyik vizsgálat függő változója a másik vizsgálatban potenciális (esetünkben ténylegesen releváns) háttérváltozóként is szerepel. A dolgozatomban bemutatott két élőlénycsoport, a mohák és a lágyszárúak esetében az összefüggés különösen erős, ezért a két csoport közötti összefüggéseket korrelációelemzéssel külön is szemléltettük.

Az egyes mintaterületek fajgazdagságát és borítását befolyásoló háttérváltozók felderítésére mind a mohák, mind a lágyszárúak esetében általános lineáris modelleket (General Linear Model, GLM) készítettünk (Faraway 2005), normál eloszlású hibastruktúrával és ennek megfelelő identitáskapcsoló függvényvel. A teljes fajkészlet elemzése mellett egyes fajcsoportok ökológiai preferenciáira is kíváncsiak voltunk, ezért a mohákat *a priori*, irodalmi adatok és terepi tapasztalat alapján csoportokra osztottuk. A csoportosítást alapvetően az aljzatpreferencia, illetve a generalista vagy specialista jelleg szerint végeztük (függelék 1. táblázat). A teljes borítás és fajgazdagság vizsgálatán kívül külön megnéztük a fán élő, talajlakó opportunistáknak, valamint az ásványi talajkibukkanásokon megjelenő fajok borítását, és a specialista epifiton és epixyl fajok fajgazdagságát. Utóbbi csoport természetvédelmi szempontból különösen jelentős, emiatt foglalkoztunk velük külön annak ellenére, hogy vizsgálatunkban csak a fekvő, különböző korhadási stádiumú holtfadarabokon található mohákat vettük számba, a fák törzsén található társaikat nem. A lágyszárú fajokat szintén irodalmi adatok (Simon 1992) és saját terepi tapasztalatok alapján zárterdei és nem erdei (az erdőben megjelenő, de alapvetően réti vagy ruderalis elemek) csoportokra osztottuk (függelék 2. táblázat).

A háttérváltozók alapkészletéből a generális lineáris modellek esetében kézi előszelekciót végeztünk: statisztikusan és vizuálisan is ellenőriztük a magyarázó és a függő változók korrelációját, és csak a valós és konzisztens összefüggést mutató tényezők kerültek be a modellek szelekciós eljárásába. Ezen kívül a háttérváltozók egymás közti korrelációit is figyelembe vettük, és az erős ($r_{absz} > 0,5$) összefüggést mutató faktorok közül csak az egyik került be a modellbe. Az egyes regressziós modellek alapjául végül öt-tíz háttérváltozóból álló magyarázó készlet szolgált. Az előválogatásra azért volt szükség, mert a sok, egymással is összefüggő háttérváltozó megnövelte volna a statisztikai műtermék veszélyét. A modellek építése során az R „step” funkciójának (nem kizárólagos) használatával, lépésről lépésre jutottunk el a minden rendelkezésre álló háttérváltozót beépítő modelltől a minimális adekvát

modellig, a nem szignifikáns tényezőket egyesével elhagyva, majd F-próbával tesztelve. A szelekciót akkor hagytuk abba, amikor már bármelyik megmaradt magyarázó változó elhagyása a modell szignifikáns romlását okozta. Emellett figyelemmel kísértük a modellek grafikus diagnosztikáit is (reziduálisok normalitása, reziduálisok varianciájának homogenitása, az egyes minták relatív súlya a modellben). Bár fajgazdagság modellezésénél gyakran alkalmazzák a Poisson hibaszerkezetet, mi a normál eloszlású hibastruktúrát választottuk, mert ennek determinációs koefficiensei és modelldiagnosztikái jobbak voltak (Faraway 2005).

A sokváltozós elemzésekhez a Canoco for Windows 4.5 szoftvert (ter Braak és Smilauer 2002), minden más elemzéshez az R 2.11.1-es verzióját (R Development Core Team 2011) használtuk.

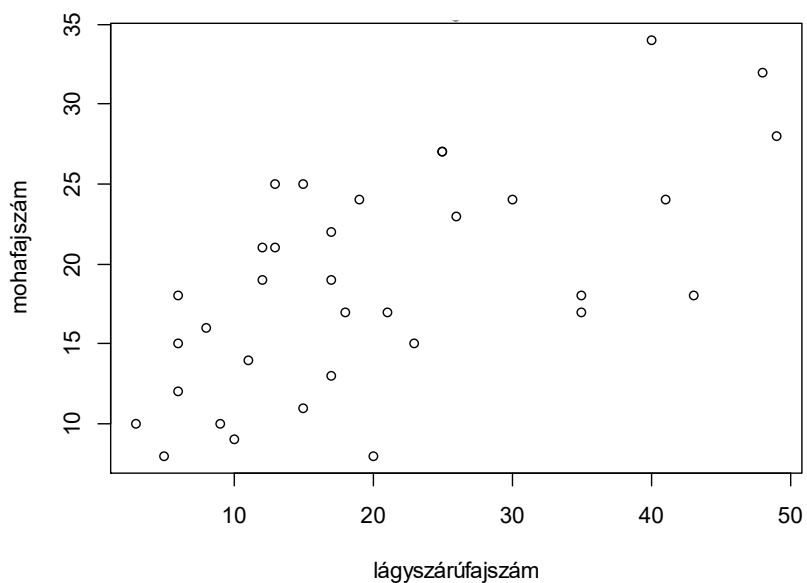
A talajon előforduló mohák kompozíciójával és fajgazdagságával kapcsolatos eredményeinket kétszer is ismertettük: először Márialigeti és munkatársai 2009-es publikációjában (mely a mohák borításával is részletesen foglalkozik), másodszor pedig 2015-ben, amikor az őrési OTKA projekt lezárásaként a projekt résztvevői Ódor Péter vezetésével és szerkesztésével tanulmánykötetet állítottak össze, melyben az összes vizsgált élőlénycsoportról szó esik. Az újbóli elemzésre azért volt szükség, mert a két tanulmány megjelenése között több új potenciális magyarázó változó, nevezetesen az avar, a talaj, valamint a mikroklima jellemzőinek felmérése lezajlott. A teljes projektet bemutató tanulmánykötetben a mohaborítás, valamint az eltérő igényű fajcsoportok lineáris modellje nem szerepel, ezért ezeket az elemzéseket a kibővített háttérváltozó-készlettel 2017-ben újra elvégeztem. Dolgozatomban az első elemzés „mohák 2009”, a második „mohák 2017” jelöléssel szerepel.

A lágyszárú aljnövényzet elemzése esetében már első elemzésükkor rendelkezésünkre állt minden háttérváltozó.

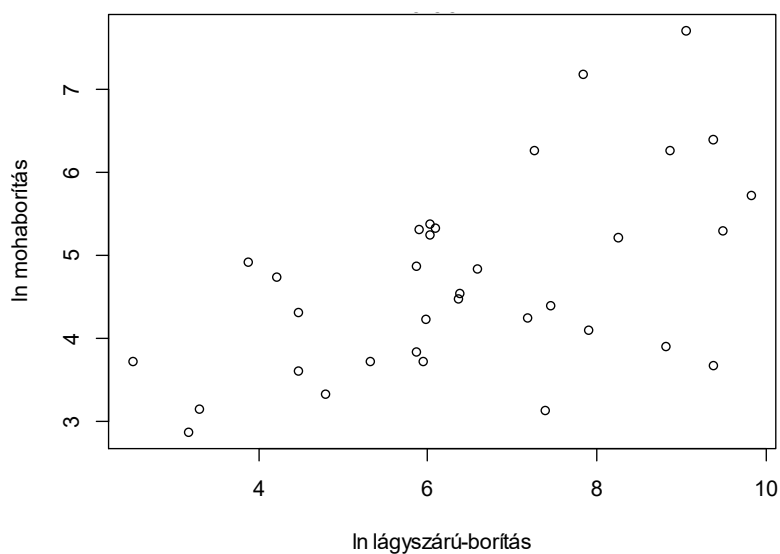
4. Eredmények

4.1. Mohák és lágyszárúak összefüggése

A talajon élő moha- és lágyszárú közösség összefüggését egyszerű korrelációval vizsgáltuk. Fajszámuk ($r=0,63$; $p<0,001$) és borításuk ($r=0,53$; $p<0,01$) között is szignifikáns, pozitív kapcsolatot találtunk (2.A,B ábra).



2.A ábra A mohák és a lágyszárúak fajszámának korrelációja, $r=0,63$; $p<0,001$

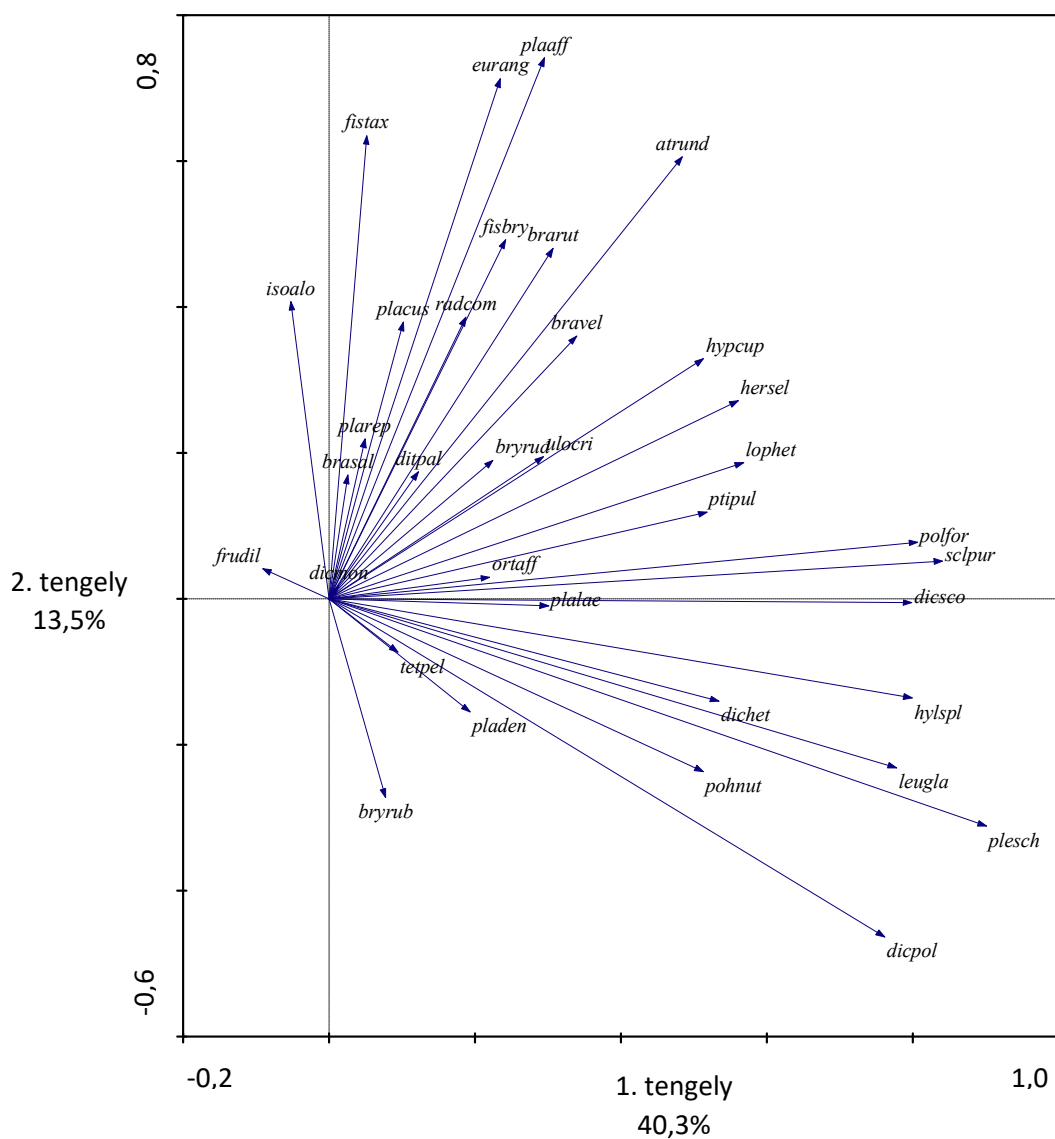


2.B ábra A moha- és a lágyszárú szint borításának korrelációja, logaritmikus transzformáció után, $r=0,53$; $p<0,01$

4.2. Mohák

Mintaterületeink talaján és a talajon található gyökereken illetve fekvő holtfán összesen 73 mohafajt találtunk (függelék 1. táblázat).

A mohák 2009 elemzésben (Márialigeti és mtsai 2009; az ismételt elemzés indokait kifejtettem az Anyag és módszer fejezetben) a sokváltozós elemzések magas lefedésűek voltak: a PCA (3. ábra) első négy tengelye a teljes variancia 69,6 %-át, az RDA (4. ábra, 2. táblázat) négy kanonikus tengelye pedig 59,7 %-át magyarázta. A legmeghatározóbb háttérváltozó az avar borítása volt, de mellette szignifikáns tényezőként jelent meg a cserjeszint denzitása, valamint a domináns fák átlagos mérete is. Az első tengely leginkább az avarborítással (negatív) és a záródáshiány szórásával (pozitív), a második tengely a lucfenyő elegyarányával, a domináns fák átlagos méretével, a cserjeszint denzitásával és a holtfa össz mennyiségével, a harmadik tengely a tölgy relatív denzitásával és a környező tölgyesek arányával, a negyedik tengely pedig a 6–10 cm közötti mellmagassági átmérőjű fák denzitásával és a domináns fák átlagos méretével mutatott korrelációt. Szinte minden mohafaj az első tengely pozitív részén helyezkedett el (4. ábra), ami jól mutatja a moha- és avarborítás közti erős negatív kapcsolatot. A mohaközösség legnagyobb borítással rendelkező, talajlakó fajai (*Polytrichum formosum* Hedw., *Scleropodium purum* [Hedw.] Limpr., *Hylocomium splendens* [Hedw.] Schimp., *Pleurozium schreberi* [Brid.] Mitt., *Dicranum polysetum* Sw.) az első tengely kimondottan távoli pozitív szakaszán helyezkedtek el, ami az avar borításával erős negatív, a lombkorona-záródás heterogenitásával pedig pozitív korrelációt jelez. Mivel ezekben az elemzésekben csak a talajon található mohákkal foglalkoztunk, az obligát epixyl fajok száma viszonylag alacsony (*Lophocolea heterophylla* [Schrad.] Dumort., *Herzogiella seligeri* [Brid.] Z. Iwats., *Tetraphis pellucida* Hedw.). Ezek az első három tengely mindegyike mentén a távoli pozitív tartományban helyezkedtek el, ami pozitív összefüggést jelez a záródáshiány szórásával, a holtfa mennyiségével és a lucfenyő elegyarányával. Az ásványi talajfelszínen előforduló mohák csoportja a sokváltozós elemzésben nem különült el az obligát epifiton és a fán élő mohák csoportjától. A specialista talajlakók közül több faj negatív értéket mutatott a harmadik tengelyen, ami a tölgy elegyarányával és a környező tölgyesek arányával való pozitív összefüggést jelzi (*Atrichum undulatum* [Hedw.] P. Beauv., *Dicranella heteromalla* [Hedw.] Schimp., *Pohlia nutans* [Hedw.] Lindb., *Ditrichum pallidum* [Hedw.] Hampe, *Bryum rubens* Mitt.). Egyes közönséges erdei fajok (ciprusmoha – *Hypnum cupressiforme* Hedw., *Platigyrium repens* [Brid.] Schimp.) és epifitonok (*Ptilidium pulcherrimum* [Weber] Vain., *Ulota crispa* [Hedw.] Brid.) is hasonlóan helyezkedtek el.



3. ábra Mohák 2009: a mohavegetáció struktúráját feltáró főkomponens-analízis eredménye, a fajok egymáshoz viszonyított helyzete. A fajok kódját a latin nemzetség- és fajnév első három-három betűjéből képeztük (függelék 1. táblázat).

Dicranum montanum) inkább a nagy fák mennyiségéhez kötődtek. A talaj aciditásához néhány specialista, ásványi talajfelszínen megjelenő moha gyengén kötődött (*Bryum rubens*, *Dicranella heteromalla*).

3. táblázat Mohák 2017: redundanciaanalízis összefoglalás, az egyes kanonikus változók által magyarázott variancia (%), az F-statisztika értéke és szignifikanciája. **: $p < 0,01$; *: $p < 0,05$.

$R^2=0,54$; $F=5,38$; $p=0,002$; 1. tengely 34,4%; 2. tengely 7,3%		
	Fajok varianciája (%)	F-érték, szignifikancia
Avarborítás	22,59	9,63**
Cserjeszint denzitása	10,29	4,90**
Talaj kicserélődési aciditása	7,06	3,93**
Nagy fák denzitása (DBH > 50 cm)	6,17	3,14**
Erdeifenyő elegyaránya	4,11	2,39**
Relatív diffúz fény átlaga	3,35	2,02*

Lineáris regressziót a teljes borítás és fajgazdagság vizsgálata mellett eltérő élőhelyi igények alapján képzett fajcsoportok esetében is végeztünk (ld. Anyag és módszer fejezet).

A teljes mohaborítás 2009-es modelljében (4. táblázat) a legfontosabb tényező az avar borítása, rendkívül erős és szignifikáns, negatív hatással. A domináns fák átlagos mérete és a 31–40 cm-es DBH-kategóriákba tartozó fák denzitása szintén negatív, de kevésbé szignifikáns kapcsolatot mutatott a mohaborítással. Ebben az elemzésben egyetlen gyenge pozitív kapcsolatot találtunk: a cserjeszint denzitása pozitív tényezőnek bizonyult. A modell a teljes variancia 79 %-át magyarázta. A kibővült háttérváltozó-készlettel végzett, 2017-es elemzésben készített modellünk (5. táblázat) hasonló eredményt hozott: a szignifikáns tényezők közül három, az avar borítása, a mintaterületen álló fák körlapösszege valamint átlagos mérete negatív, a cserjeszint denzitása pedig pozitív összefüggést mutatott a teljes borítással. A modell lefedése 83 % volt.

A fán élő fajok összborítását vizsgáló regresszió (4. táblázat) esetében a 2009-es elemzésben összesen két szignifikáns és negatív tényező adódott, ezek az avar borítása és a bükk elegyaránya. A modell a teljes variancia 62 %-át magyarázta. A további háttérváltozók bevonásával készített mohák 2017 regresszió (5. táblázat) jelentősen eltérő eredményt adott: bár az avarborítással való erős negatív kapcsolat itt is megjelent, emellett szignifikáns, pozitív tényezőnek bizonyult az elérhető diffúz fény mennyisége, az avar széntartalma és a cserjeszint denzitása is. A modell lefedése 69 % volt.

4. táblázat Mohák 2009: regressziós modellezés. A szignifikáns háttérváltozók megnevezése, hatásuk előjele és erőssége (a magyarázott variancia százalékával kifejezve). Az összefüggések szignifikanciáját F-próbával teszteltük, ***: $p < 0,001$; **: $p < 0,01$; *: $p < 0,05$; #: $p < 0,1$.

Változó	Írány	Variancia %	F-érték, szignifikancia
Teljes borítás ($R^2=0,79$)			
Avarborítás	-	35,6	57,4***
Cserjeszint denzitása	+	6,8	10,9**
Domináns fák átlagos mérete	-	6,4	10,4**
DBH 31–40 cm fák denzitása	-	2,7	4,4*
Fán élő fajok összborítása ($R^2=0,62$)			
Avarborítás	-	43,7	39,5***
Bükk relatív denzitása	-	7,1	6,4*
Talajlakó, opportunist fajok borítása ($R^2=0,71$)			
Térképezett fák összterfoglata	-	5,2	6,1*
DBH 31–40 cm fák denzitása	-	5,1	5,9*
Erdeifenyvesek aránya	+	4,8	5,6*
Záródáshiány szórása	+	4,2	4,9*
Avarborítás	-	3,3	3,9#
Ásványi talajfelszínen élő fajok borítása ($R^2=0,44$)			
DBH 31–40 cm fák denzitása	-	8,0	4,9*
Avarborítás	-	7,1	4,3*
Relatív diffúz fény átlaga	+	5,0	3,0#
Teljes fajgazdagság ($R^2=0,56$)			
Avarborítás	-	15,5	11,9**
DBH variációs koefficiense	+	8,3	6,4*
DBH 31–40 cm fák denzitása	-	7,4	5,8*
Fafajszám	+	4,0	3,1#
Specialista epifiton és epixyl mohák fajgazdagsága ($R^2=0,42$)			
DBH osztályok Shannon-diverzitása	+	14,2	8,3**
Fekvő holtfa térfoglata	+	9,6	5,6*
Avarborítás	-	5,3	3,1#

Az opportunist talajlakó fajok borításának 2009-es vizsgálatakor (4. táblázat) viszonylag sok szignifikáns háttérváltozót találtunk, szinte egyforma jelentőséggel. A környező fenyvesek aránya és a záródáshiány szórása pozitív, míg a körlepösszeg, a 31–40 cm-es DBH-kategóriába tartozó fák denzitása és – itt legkisebb súllyal – az avarborítás pedig negatív összefüggést mutatott a függő változóval. A modell által magyarázott variancia 71 % volt. A csoport 2017-es elemzésekor (5. táblázat) a modell lefedése szinte változatlan maradt (70 %), a szignifikáns tényezők köre azonban valamelyest változott, az avarborításon kívül csak közvetlen faállomány-szerkezeti változók kerültek bele. Az új modellben minden tényező negatív, és itt az avarborítás a legfontosabb tényező, rajta kívül a térképezett fák körlepösszege és átlagos mérete, valamint a gyertyán elegyaránya bizonyult szignifikánsnak.

5. táblázat Mohák 2017: regressziós modellezés. A szignifikáns háttérváltozók megnevezése, hatásuk előjele és erőssége (a magyarázott variancia százalékával kifejezve). Az összefüggések szignifikanciáját F-próbával teszteltük, ***: $p < 0,001$; **: $p < 0,01$; *: $p < 0,05$.

Változó	Írány	Variancia %	F-érték, szignifikancia
Teljes borítás ($R^2 = 0,83$)			
Avarborítás	-	61,08	120,09***
Átlagos DBH	-	7,36	14,46***
Térképezett fák körlapösszege	-	7,17	14,13***
Cserjeszint denzitása	+	6,49	12,75*
Relatív diffúz fény átlaga	+	3,65	7,17*
Fán élő fajok összborítása ($R^2 = 0,69$)			
Avarborítás	-	52,92	56,99**
Avar széntartalma	+	6,60	7,10*
Relatív diffúz fény átlaga	+	1,49	9,08*
Cserjeszint denzitása	+	5,13	5,52*
Talajlakó, opportunist fajok borítása ($R^2 = 0,70$)			
Avarborítás	-	45,60	49,92**
Térképezett fák körlapösszege	-	13,78	15,09***
Átlagos DBH	-	10,26	11,23**
Gyertyán elegyaránya	-	3,87	4,24*
Ásványi talajfelszínen élő fajok borítása ($R^2 = 0,53$)			
Avarborítás	-	34,00	23,92***
Táji elemek Shannon-diverzitása	+	12,32	8,67**
Térképezett fák körlapösszege	-	11,03	7,76*
Teljes fajgazdagság ($R^2 = 0,53$)			
Avarborítás	-	19,97	14,44***
Cserjeszint denzitása	+	19,90	14,39***
Fafajszám	+	17,26	12,48**
Specialista epifiton és epixyl mohák fajgazdagsága ($R^2 = 0,49$)			
Hidrolitikus aciditás	-	22,00	14,26***
Lágyszárúborítás	+	15,87	10,30**
DBH variációs koefficiense	+	15,87	10,29**

Az ásványi talajfelszínt preferáló mohák (4. táblázat) borítására ható három legfontosabb faktor a 2009-es elemzésben a 31–40 cm-es DBH-kategóriába tartozó fák denzitása, az avarborítás és az elérhető diffúz fény átlagos mennyisége. Ezek fontossága közel azonos, de míg az első kettő negatív, a harmadik pozitív kapcsolatban áll a borítással. A modell lefedése 44 %. A 2017-es elemzéskor kapott modell (5. táblázat) a variancia kicsit több, 53 %-át magyarázta. A szignifikáns tényezők köre is módosult: az avar borítása mellett megjelent a térképezett fák körlapösszege negatív, a táji elemek diverzitása pedig pozitív előjellel.

A mohák teljes fajgazdagsága a 2009-es elemzésben (4. táblázat) negatív összefüggést mutatott az avarborítással és a 31–40 cm-es DBH-kategóriába tartozó fák denzitásával, a fafajszám és a DBH variációs koefficiense azonban pozitívan korrelált a vizsgált változóval. A legerősebb hatása ebben a modellben is az avarborításnak volt, a többi tényező súlya hasonló.

A modell a teljes variancia 56 %-át magyarázza. A 2017-es elemzéskor (5. táblázat) az avarborítása (negatív), a cserjeszint denzitása (pozitív) és a fafajok száma (pozitív) adódott szignifikánsnak. A modell lefedése 53 %, a három háttérváltozó erőssége kiegyenlített.

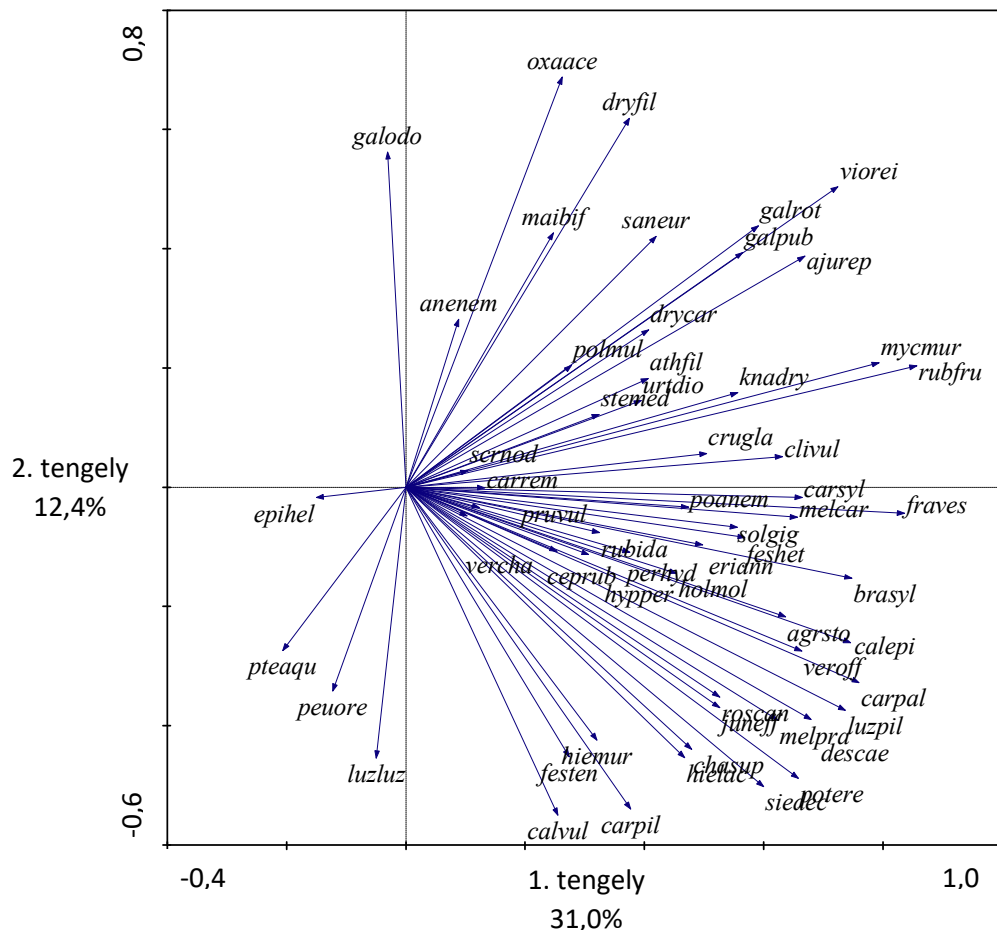
A specialista fán élő (epifiton és epixyl) mohák fajgazdagságát vizsgáló 2009-es modellben (4. táblázat) szignifikáns negatív tényezőnek adódott az avarborítás, pozitív tényezőként pedig megjelent a DBH-osztályok Shannon-diverzitása és a fekvő holtfa térfogata. A modell a variancia 42 %-át magyarázta. Ez a 2017-es elemzéskor (5. táblázat) kicsit nagyobb érték, 49 % lett, és a szignifikáns változók is módosultak: ebbe a modellbe az avarborítás nem került be, szignifikáns pozitív korrelációt mutatott viszont a függő változóval a lágyszárúak borítása és a DBH variációs koefficiense, a talaj felső tíz centiméterének hidrolitikus aciditása pedig negatív tényezőnek bizonyult.

4.3. Lágyszárúak

Mintaterületeink gyepszintjében összesen 134 faj jelenlétét rögzítettük, közülük 99-et soroltunk a zárterdei faj kategóriába (függelék 2. táblázat). A mintaterületek lágyszárúborításának átlaga 4,1 %, a borításértékek szórása 7,2 %. A legnagyobb borításértékeket közönséges erdei fajok adták, például a szeder (*Rubus fruticosus* L.), madársóska (*Oxalis acetosella* L.), saspáfrány (*Pteridium aquilinum* [L.] Kuhn), pelyhes kenderkefű (*Galeopsis pubescens* Bess.), szagos müge (*Galium odoratum* [L.] Scop.), indás ínfű (*Ajuga reptans* L.).

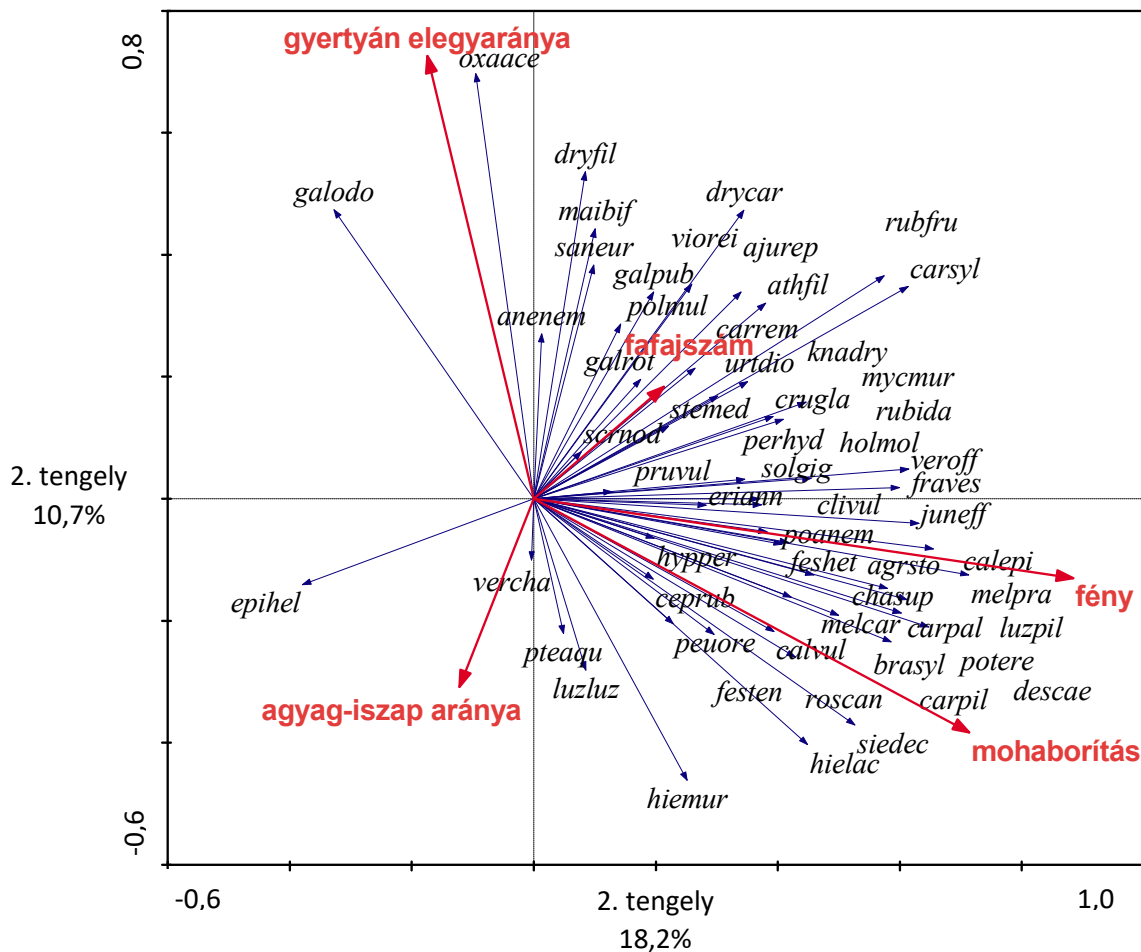
A főkomponens-analízis grafikonján (6. ábra), bár néhány faj az 1. tengellyel nem korrelál, a legtöbb faj egy irányban csoportosul, a fajgazdag és fajszegény mintaterületek közt tapasztalható elkülönüléssel összhangban. A PCA első tengelye a teljes variancia 31,0 %-át, a második 12,4 %-át magyarázza.

A redundanciaanalízis legmeghatározóbb háttérváltozójának a teljes elérhető diffúz fénymennyiség adódott, de ezen kívül szignifikáns tényező volt a fafajszám, a gyertyán elegyaránya, a talaj agyag- és iszapfrakciójának aránya és a mohaborítás is. Az RDA első tengelye a fajok varianciájának 18,2%-át, a második 10,7%-át magyarázta (6. táblázat, 7. ábra). Valamennyi kanonikus tengely szignifikánsnak adódott.



6. ábra A lágyszárú-vegetáció struktúráját feltáró főkomponens-analízis eredménye, a fajok egymáshoz viszonyított helyzete. A fajok kódját a latin nemzetség- és fajnév első három-három betűjéből képeztük (függelék 2. táblázat).

A nyílt területekhez kötődő lágyszárú fajok – réti fajok, pl. békaszittyó (*Juncus effusus* L.) és fehér tippán (*Agrostis stolonifera* L.), illetve vágásfajok, pl. siskanádtippán (*Calamagrostis epigeios* [L.] Roth) –, valamint számos acidofrekvens faj – pl. pillás perjeszittyó (*Luzula pilosa* [L.] Willd.), réti csormolya (*Melampyrum pratense* L.) – a fény mennyiségével mutatták a legerősebb összefüggést. Több acidofrekvens faj, pl. csarab (*Calluna vulgaris* [L.] Hull), háromfogfű (*Sieglingia decumbens* [L.] Lam. et DC.), eperjes sás (*Carex pilulifera* L.) a mohaborítással korrelált pozitívan, amelyet azonban szintén befolyásol a talajszintre jutó fény mennyisége (ld. mohaközösség eredményei).



7. ábra A lágyszárúak redundanciaanalízisének eredménye: a fajokat és a legfontosabb háttérváltozókat bemutató diagram. A fajok kódját a latin nemzetség- és fajnév első három-három betűjéből képeztük (függelék 2. táblázat).

A faj-diverzitást és -összetételt leíró változók (fajfajszám, gyertyán elegyaránya) erősebb összefüggést mutattak a zárterdei csoportba sorolt fajokkal, pl. gombernyő (*Sanicula europaea* L.), indás ínfű, erdei ibolya (*Viola reichenbachiana* Jord.), árnyékvirág (*Maianthemum bifolium* [L.] F. W. Schm.), hölgypáfrány (*Athyrium filix-femina* [L.] Roth). A talaj finom (agyag–iszap) szemcseméretű frakciójának aránya a fajfajszámmal ellentétes irányba mutatott, és csak néhány faj mutatott pozitív korrelációt ezzel a termőhelyi jellemzővel, pl. ösztörűs veronika (*Veronica chamaedrys* L.), fehér perjeszittyó (*Luzula luzuloides* [Lam.] Dandy et Wilm.), széleslevelű nőszőfű (*Epipactis helleborine* [L.] Crantz).

6. táblázat A lágyszárúak redundanciaanalízisének eredménye: összefoglalás, az egyes kanonikus változók által magyarázott variancia (%), az F-statisztika értéke és szignifikanciája. **: $p < 0,01$; *: $p < 0,05$.

$R^2=0,37$; $F=3,67$; $p < 0,002$; 1.tengely 18,2%; 2. tengely 10,7%		
	Fajok variáciája (%)	F-érték, szignifikancia
Relatív diffúz fény átlaga	15	5,98**
Fafajszám	7	3,13**
Gyertyán elegyaránya	6	2,47*
Agyag-iszap frakció aránya	4	2,08*
Mohaborítás	4	2,03*

Lineáris regressziót négy különböző függő változóra végeztünk: a teljes lágyszárúborításra, a zárterdei fajok borítására, a teljes lágyszárú fajgazdagságra és a zárterdei fajok fajgazdagságára. A szignifikáns háttértényezők mind a négy esetben gyakorlatilag ugyanazok voltak. A függő változók egymással is erős és szignifikáns korrelációt mutattak (természetes alapú logaritmus transzformáció után teljes borítás és teljes fajszám: $r=0,845$; $p < 0,001$; zárterdei borítás és zárterdei fajszám: $r=0,843$; $p < 0,001$). Mindkét vizsgált csoport borítása az elérhető teljes diffúz fény mennyiséggel, a fafajszámmal és a táji elemek diverzitásával pozitív, a talaj agyag–iszap frakciójának arányával pedig negatív összefüggést mutatott. A borításmodellek – teljesen véletlenül – mindkét esetben épp a teljes variancia 46 %-át magyarázták. A fajgazdagság esetében is megegyezett a két vizsgált csoportot tekintve szignifikáns változókészlet. Ezekben a modellekben valamennyi szignifikáns tényező, így a teljes diffúz fény mennyiség, a fafajszám és a táji elemek diverzitása is pozitívan korrelált a függő változóval. A modell lefedése a teljes fajgazdagság esetében 45 %, a zárterdei fajok gazdagsága esetében pedig 41 % volt (7. táblázat).

7. táblázat A lágyszárúak lineáris regressziójának eredményei. R^2 : determinációs koefficiens torzítatlan értéke; irány: a paraméter előjele a regressziós egyenletben; variancia %: a változó által magyarázott variancia a modellben. A varianciák szignifikanciáját F-próbával teszteltük, **: $p < 0,01$; *: $p < 0,05$; \neq : $p < 0,1$.

Változó	Irány	Variancia %	F-érték, szignifikancia
Teljes borítás; $R^2=0,46$			
Relatív diffúz fény átlaga	+	21,16	13,01**
Táji elemek Shannon-diverzitása	+	11,88	7,31*
Fafajszám	+	10,13	6,23*
Agyag-iszap frakció aránya	-	9,68	5,95*
Zárterdei növények borítása; $R^2=0,46$			
Relatív diffúz fény átlaga	+	17,97	11,05**
Táji elemek Shannon-diverzitása	+	12,62	7,76**
Fafajszám	+	11,64	7,16*
Agyag-iszap frakció aránya	-	10,61	6,52*
Teljes fajgazdagság; $R^2=0,45$			
Relatív diffúz fény átlaga	+	21,69	12,94**
Fafajszám	+	21,29	12,70**
Táji elemek Shannon-diverzitása	+	6,71	4,00 \neq
Zárterdei fajok fajgazdagsága; $R^2=0,41$			
Relatív diffúz fény átlaga	+	23,06	12,97**
Fafajszám	+	17,10	9,62**
Táji elemek Shannon-diverzitása	+	6,48	3,65 \neq

5. Diszkusszió

5.1. A mohák és lágyszárúak borításának illetve fajgazdagságának összefüggése

A két élőlénycsoport közötti kapcsolat mérsékelt övi lombos erdőkben gyengén kutatott, valószínűleg azért, mert a mohák tömegessége többnyire a lágyszárúakénak töredéke, így mennyiségileg nem tarthat számot túlzott érdeklődésre. A kevés kutatás eredményei sem egyöntetűek: akadnak hozzánk hasonlóan pozitív kapcsolatot kimutató vizsgálatok (Hofmeister és mtsai 2016; Jonsson és mtsai 2015; Stehn és mtsai 2010), míg mások (Bergamini és mtsai 2001; van der Wal és mtsai 2005) negatív fajszámösszefüggésről számolnak be.

Az általunk tapasztalt pozitív korrelációnak alapvetően háromféle oka lehet: ténylegesen közvetlen, egymásra gyakorolt hatás (Aude és Ejrnæs 2005; Gornall és mtsai 2011), történeti okok, vagy hasonló reakció egyes környezeti háttérváltozókra. Vizsgálati területünkön mindhárom típusú mechanizmusnak lehet szerepe, illetve másként fogalmazva: a két élőlénycsoport közötti kapcsolatrendszer minden bizonnyal olyan komplex, hogy megfigyelésen alapuló terepi mintavétel alapján ennek okait lehetetlen pontosan feltárni.

A mohák alkalmassá tehetik az aljzatot a lágyszárúak megtelepedésére, bár ez inkább szélsőséges, mostoha körülmények közt ismert jelenség (Groeneveld és mtsai 2007; Ren és mtsai 2010). Ugyanakkor a mohaszőnyegek és -párnák megteremthetik illetve megtarthatják az edényes fajok csírázásának kedvező páratartalmat és hőmérsékletet (Stehn és mtsai 2010), de a csírázáskor a fény elérhetőségét csökkenthetik is (Gornall és mtsai 2011). Mivel vizsgálatainkban a mikroklímát nem a talajszinten mértük (hanem 1,3 m magasságban), a talajszint közösségére közvetlenül gyakorolt hatását kimutatni nem tudjuk, de hatása a két, talajon élő csoport pozitív összefüggésében megmutatkozhat.

Intuitíve azt gondolnánk, hogy a közvetlen hatás erősebb lehet a másik irányban, a lágyszárúaktól a mohák felé. A mikroklíma kedvezőbbé tétele ebből a szempontból is szerepet játszhat. Ugyanakkor a lágyszárúak árnyékoló hatása és avarprodukciója (pl. Bergamini és mtsai 2001; Virtanen és mtsai 2000) a mohák tekintetében negatív következményekkel is járhat – igaz ugyan, hogy e vizsgálatok gyepekben és lápréteken készültek, ahol a lágyszárú közösség uralkodó.

Ahogy a mohákkal végzett elemzések diszkutálásánál is látni fogjuk, vizsgálati területünk erdeiben a talajlakó mohák megjelenését legerősebben gátló tényező az avar. Lehet, hogy a fák lombavarának (átmeneti) felfogásával a lágyszárú növényzet elősegíti a mohák megtelepedését.

A kétféle (közvetlen és közvetett) hatásmechanizmus egyfajta szintézisét adja Jonsson munkatársaival (2015): szerintük a mohákat érő bármilyen környezeti tényező a lágyszárú szinten keresztül, annak közvetítésével hat, és így a mohavegetáció minden egyéb, külső hatásnál fontosabb meghatározója az erdőtalaj lágyszárú közössége.

A közvetlen egymásra hatások mellett a két csoport korrelációjának a vizsgálati területen tájtörténeti oka is van. A hagyományos erdőművelés felhagyása után folyamatosan változó erdők szukcessziójában a két csoport jellegzetes képviselői együtt jelennek meg, így fajszámuk és tömegességük is mindig egy irányba mozdul (Tímár és mtsai 2002). A tanulmányozott területen a mohák nagyobb arányban kötődnek a szekunder szukcesszió korai stádiumát jelentő erdeifenyvesekhez, ahol a talajra több fény jut és az avar is kevesebb. E két tényező a lágyszárúak szempontjából is fontos pozitív faktor.

A harmadik lehetőség, hogy a két csoport hasonló környezeti változókra reagál hasonlóképpen. Vizsgálataink (valamint a projekt keretén belül más megközelítésben végzett vizsgálatok, például Király és Ódor 2010; Tinya és mtsai 2009a) is alátámasztják, hogy a területen a talajlakó mohákat és a lágyszárúakat részben ugyanazok a környezeti tényezők határozzák meg. A forráshasznosítás módja ugyan eltérő a mohák és a lágyszárúak esetében (Slezák és Axmanová 2016), de a fény, a talajnedvesség és a talaj egyes egyéb tulajdonságai (pl. pH) ismerten mindkét csoportra hatással vannak. Ezenkívül természetesen az is lehet, hogy a két csoport általunk nem (vagy nem a releváns szinten, pl. talajszint mikroklímája) vizsgált háttérváltozókra reagál hasonló módon (pl. egyéb edafikus jellemzők, nyomelemek mennyisége [pl. mangán, Muller 2014]).

5.2. A talaj moha- és lágyszárú vegetációja tekintetében szignifikáns környezeti háttérváltozók áttekintése

Eredményeink szerint több típusú háttérváltozó is fontos szerepet játszik egy-egy állomány aljnövényzetének alakulásában. A mohák esetében azt látjuk, hogy a teljes fajkompozíció kialakulásában szignifikáns, redundanciaanalízissel feltárt, valamint az eltérő aljzatpreferenciák (ásványi talajfelszín, holtfa) illetve életstratégiák (specialista, opportunist) alapján képzett csoportokra ható, regresszióval kimutatott faktorok viszonylag változatosak, bár az avarborítás negatív hatása majdnem az összes elemzésben kulcsszerepet játszik. Ezenkívül meghatározó a diffúz fény mennyisége, több faállomány-szerkezeti változó (fajösszetételt vizsgáló RDA: erdeifenyő elegyaránya, nagy fák denzitása, cserjeszint denzitása; tömegességet és fajszámot vizsgáló GLM: fafajszám, cserjeszint denzitása, körlapösszeg, DBH átlaga, bükk

és gyertyán elegyaránya, DBH variációs koefficiense), illetve az avar (széntartalom) és a talaj (aciditás) egyes tulajdonságai és a táji elemek diverzitása.

A lágyszárúak esetében egyöntetűbb eredményeket kaptunk: mind a többváltozós, mind a regressziós elemzésben gyakorlatilag azonos a ható változókészlet: a fény mennyisége, a fajtaszám, a táji elemek diverzitása, illetve egy talajváltozó (agyag- és iszapfrakció aránya). Az alábbiakban külön-külön értelmezem az elemzések során feltárt összefüggéseket.

5.3. A mohavegetáció különböző csoportjait befolyásoló környezeti háttérváltozók szerepének megvitatása

A mohák esetében, mind a többváltozós, mind szinte valamennyi regressziós elemzésnél igen erős, negatív faktornak adódott az avar borítása. A hatás erőssége azonban eltért az egyes csoportok esetében. A borításnál a teljes mohavegetáció és az eltérő igényű fajcsoportok esetében egyaránt ez a legfontosabb tényező, a variancia 34–61 %-át magyarázza. A fajgazdagság elemzésekor szerepe nem bizonyult ennyire meghatározónak: a teljes mohaközösség fajgazdagság-modelljében a másik két szignifikáns változóval összemérhető súllyal jelenik meg, a specialista fán élő mohák fajszámmodelljében pedig nem szignifikáns tényező.

A mohák esetében az avar, különösen a nagy borítású lombavar kompozíciót meghatározó (Aude és Lawesson 1998), illetve a borítást és fajgazdagságot kedvezőtlenül befolyásoló hatását nem nehéz felismerni, hiszen mind fizikailag, mind kémiai gátolhatja a mohaszint kialakulását árnyékolás (Schimpf és Danz 1999), a megfelelő aljzatok elfedése (Schmalholz és Granath 2014), vagy akár allelopatikus hatású fitotoxikus vegyületek termelése (Startsev és mtsai 2008) révén. Utóbbi kísérletesen is igazolt például az amerikai rezgőnyár (*Populus tremuloides* Michx.) esetében, melynek avara közvetlenül gátolja az talajszinten élő mohák növekedését (Légaré és mtsai 2005; Startsev és mtsai 2008).

Az avar általunk észlelt negatív hatását ellenkező irányból alátámasztják az avareltávolításos kísérletek is. A hagyományos erdőkiélési mód, az erdei alomszedés szimulálása több hosszabb (16 év, Dzwonko és Gawronski 2002) illetve rövidebb (4 év, Vild és mtsai 2015) időtartamú terepi kísérletben kimutatható változásokat hozott a talajszint moha- és lágyszárú vegetációjának fajgazdagságában. E vizsgálatok számunkra azért is különösen érdekesek, mert, ahogy már említettem, a vizsgálati területen korábban az erdő egyik meghatározó adománya volt az alom, és gyűjtése hosszú évszázadok során jelentősen hozzájárult a termőhelyi viszonyok átalakulásához (Gyöngyössy 2008; Tímár és mtsai 2002). Az előzmények ilyenén

ismeretében nem meglepő, hogy a korábban rendszeresen lecsupaszított, kisavanyodott, a hagyományos erdőgazdálkodás emlékeit még elevenen őrző termőhelyek vegetációjára még a lombos állományokhoz adaptálódott társaiknál is erősebb hatással van a nagy mennyiségben halmozódó, növekvő arányban lombhullató fáktól származó avar.

Mivel az eredményeink azt mutatják, hogy az avar a mohák borítását jelentősen, fajszámát azonban sokkal kevésbé (a specialista fán élő csoport esetében egyáltalán nem kimutathatóan) befolyásolja, valamint, mivel a vizsgálati területen a borítás és a fajszám erős pozitív korrelációt mutat ($r=0,618$), feltételezhető, hogy az avar a mohavegetációt általánosan gátolja, az egyes fajok az avartömegre egyformán érzékenyek.

A fénymennyiség a fajkompozícióra szignifikáns hatást gyakorol, valamint pozitív hatásként jelenik meg a teljes és a fán élő mohaborítás regressziós modelljében is. Az RDA ábrájáról (5. ábra) leolvasható, hogy a diffúz fény mennyisége az erdőfenyő elegyarányával erős korrelációt mutat. Ennek oka kézenfekvő: a vizsgálati területen az erdőfenyő által uralt állományok nyíltabbak, így talajukra több fény jut, mint az erősebb záródású lombhullató erdőkére. Az RDA diagramján e két tényezővel erős pozitív összefüggést mutatnak a fenyvesekben (akár a tajgaövben is) jellemzően tömegesen jelen levő, összefüggő szőnyeget („brioszféra”, Lindo és Gonzalez 2010) alkotó fajok (legtipikusabban *Scleropodium purum*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*).

A mohák és a fény összefüggésével foglalkozó vizsgálatok nem egységesek. Bardat és Aubert (2007) a lombkorona-záródást, Aude és Lawesson (1998) pedig a fotoszintetikusan aktív besugárzást meghatározónak találta a mohaközösség kompozíciója szempontjából, Härdtle és munkatársai (2003) viszont több különböző erdőt tanulmányozva nem mutattak ki ilyen kapcsolatot. Erdőfragmentumok vizsgálatokor Gignac és Dale (2005) azt találta, hogy a mohák változatossága nagyobb az árnyékos, párásabb zárterdei termőhelyeken, mint az erdőszegély közelében. Tinya és munkatársai (2009a) a fény hatását különböző térléptékekben elemezve a mohák esetében nem mutatták ki a kvadrátméret hatását, de a fény önmagában fontos ható tényezőnek bizonyult. Ugyanakkor Moora és munkatársai (2007) eredményei szerint a fény elérhetősége finom térléptékben növeli a mohavegetáció fajgazdagságát. Talajlakó mohák vizsgálatokor a tajgaövben szintén finom léptékben bizonyult fontos háttérváltozónak a fény (Mills és Macdonald 2005). Mivel erdőkben a fény elérhetősége bolygatások nyomán nő meg (von Oheimb és mtsai 2007a), melyek gyakran kis területet érintenek, a fényfoltok jelenléte és intenzitása igen finom léptékben változik. Ez lehet az oka annak, hogy a fent idézett vizsgálatokban a térlépték ilyen fontos szerepet töltött be.

A faállomány szerkezeti jellemzői, amellet, hogy természetesen meghatározzák az erdőtalaj fényviszonyait, önmagukban is nagyon fontos tényezőként jelentek meg, mind a többváltozós, mind a regressziós elemzésekben (RDA: erdeifenyő elegyaránya, nagy fák denzitása, cserjeszint denzitása; GLM: fafajszám, körlapösszeg, cserjeszint denzitása, DBH átlaga, gyertyán elegyaránya, DBH variációs koefficiense).

Az erdeifenyő elegyarányára már a fénnel kapcsolatban kitértünk. A cserjeszint (0–5 cm közötti mellmagassági átmérőjű fásszárúak, vagyis cserjék és az újulat egyedei) denzitása a mohaközösség több jellemzője esetében (teljes fajgazdagság, teljes borítás, fán élő fajok összborítása) relevánsnak mutatkozott, és minden esetben pozitív összefüggést mutatott a függő változóval. A redundanciaanalízisben ez a változó erős korrelációt mutatott a talajszint egyes gyakori fajainak (*Atrichum undulatum*, *Brachyteciastrum velutinum*), valamint több kéreg- illetve korhadéklakó fajnak (*Herzogiella seligeri*, *Hypnum cupressiforme*, *Lophocolea heterophylla*, *Radula complanata*) az előfordulásával. Az összefüggés oka lehet egyrészt a sűrű cserjeszinttel borított területek talajszintjén tapasztalható párásabb mikroklíma, mely a moháknak, különösen a kiszáradásra érzékeny, fán élő fajoknak kedvező (Aude és Poulsen 2000; Thomas és mtsai 2001). Mintaterületeinken a faállomány és a mikroklíma összefüggéseit elemezve Kovács és mtsai (2017) kimutatták, hogy a cserjeszint szerepe kiemelkedő a kiegyenlített erdei mikroklíma biztosítása szempontjából. A jelenség másik lehetséges oka tájtörténeti (Tímár és mtsai 2002). A nyugat-magyarországi fenyvesekben, amelyek a múltban sokhelyütt jóformán egybefüggő mohaszőnyeggel rendelkezhetek, napjainkban a lombos fajok erős regenerációja tapasztalható. A fenyő felújulása gyengébb a hagyományos erdőkiélési módok (pl. alomszedés) felhagyása miatt (Dzwonko és Gawroński 2002). Így a fenyvesek egyébként kedvező fényellátottságú cserjeszintjében sok esetben sűrű (lombos) újulatot találunk, de a talajszint vegetációja még őrzi az acidofil, pionír fenyves emléket. A jelenleg zajló folyamatok miatt az aljnövényzet is minden bizonnyal változni fog, de az erdő ellombosodásához képest valamelyes csúszással. A cserjeszint és a fenyvesek összefüggését támasztja alá az is, hogy a két változó az RDA első tengelyén erősen korrelál egymással (4. és 5. ábra).

További, az RDA-n megjelenő szerkezeti változó a nagy fák denzitása. A mohák 2017 elemzés redundanciaanalízisének eredményét szemléltető 5. ábrán azt látjuk, hogy ezzel a háttérváltozóval főleg kéreglakó fajok mutattak pozitív összefüggést (pl. *Plagiomnium cuspidatum*, *Frullania dilatata*, *Isothecium alopecuroides*, *Dicranum montanum*). A nagyméretű fák kéreglakó közösségeik diverzitására gyakorolt pozitív hatását sok tanulmány igazolja (Aude és Poulsen 2000; Fritz és mtsai 2009; McGee és Kimmerer 2002). Az Őrséghez

hasonló éghajlatú és topográfiájú Normandiában szignifikáns különbségek vannak a szálaló gazdálkodás alatt álló és a vágásos gazdálkodás által kialakított (elegyetlen, egykorú) vágásérett bükkösök mohavegetációja között: utóbbiakból hiányoznak a kései szukcessziós fázisokban megjelenő, nagy faegyedek gyökérzete körül előforduló fajok (Bardat és Aubert 2007). A kéreg- (Horvat és mtsai 2017) és korhadéklakó (Humphrey és mtsai 2002) mohák számára természetesen kedvező a nagy fák jelenléte, az elérhető mikroélőhelyek nagyobb száma (McGee és Kimmerer 2002), a kéreg szerkezetének változatossága (Gustafsson és Eriksson 1995), valamint a kolonizációra rendelkezésre álló idő meghosszabbodása (Löbel és mtsai 2006; Snäll és mtsai 2003) miatt. A kéreglakó mohaközösség vizsgálata a mi vizsgálati területünkön is hasonló eredményekre vezetett (Király és mtsai 2013; Ódor és mtsai 2013). Többváltozós elemzésünkéből tehát az olvasható ki, hogy a különösen nagyméretű fákhöz kapcsolódva a talajon is megnő a kéreg- és korhadéklakó fajok előfordulási valószínűsége. Ugyanakkor a vizsgált régióban a mintaterületen található fák átlagos mérete a talajlakó mohák borításával negatív korrelációt mutatott, ez a lineáris regresszióban meg is jelent. Ennek egyik oka az lehet, hogy a vizsgált terület több mintájára is jellemző kezelt, egykorú állományokban elvélve fordulnak elő kiugróan nagytermetű fák, az átlagos méret növekedése inkább a teljes állomány korát jelzi, mely erősen befolyásolja a talajon megjelenő mohavegetációt (Bardat és Aubert 2007). Mivel állományaink csak helyi viszonylatban számítanak idősnek, koruk 70–100 év között mozog, így még az legérettebb állományokat is életük teljében levő, zárt lombkoronájú, bőséges avarprodukciójú egyedek, sok esetben a talajlakó mohák számára különösen kedvezőtlen bükkök alkotják.

A korábbi, 2009-ben publikált elemzésünkben, melyben a talaj és az avar jellemzői, valamint a páratartalom- és hőmérsékletadatok még nem szerepeltek, a mohaközösség kompozícióját tekintve szignifikáns tényezőnek adódott a lucfenyő elegyaránya is. A mintaterületeken a luc nem képez monodomináns állományokat, csak elegyfajként van jelen. A régióban egyébként jelen levő lucültetvényeket kihagytuk a vizsgálatból, mivel ezeket nem tekintettük a régió természetes erdőtársulásait reprezentáló állományoknak. Több tanulmány kimutatta, hogy a fenyvesek övében, ahol a luc az uralkodó állományalkotó faj, a lombosfajok (pl. rezgőnyár, *Populus tremula*, Esseen és mtsai 1997; Gustafsson és Eriksson 1995) jelenléte pozitív hatást gyakorol a mohák fajgazdagságára. A mi esetünkben ez fordítva lehet igaz: az alapvetően lombhullató erdőben a luc elegyes megjelenése fejt ki hasonlóan kedvező hatást, mivel megfelelő mikroélőhelyet teremt a tajgaövben gyakori, acidofrekvens lombosmohafajoknak (pl. *Eurynchium angustirete*). Egyes regionálisan ritka, epixyl fajok (pl. *Nowellia curvifolia*, *Riccardia palmata*) szintén főleg a luc holtfájához kötődnek a régióban.

A teljes mohaborítás, valamint az opportunistá talajlakók és az ásványi talajfelszín specialistáinak borítása esetében egyaránt megjelent negatív tényezőként a körlepősszeg is. A mohák eltérő életformák (májmoshák, akro- illetve pleurokarp lombosmoshák) alapján képzett csoportjainak vizsgálatakor hasonló eredményre jutott Stehn is munkatársaival (2010). A körlepősszeg az erdő sűrűségére utaló változó, és az avarprodukciónal és -összetétellel (Stehn és mtsai 2010), valamint a fokozott árnyékolással összefüggésben hathat kedvezőtlenül a mohaszint borítására. A fentebb részletezett tájtörténeti okok mellett szintén hasonló oka lehet a bükk- és a gyertyánelegyarány negatív hatásának az opportunistá talajlakó mohák borítása esetében is.

A faállomány-szerkezet változatosságát reprezentáló változók több elemzésben is pozitív tényezőként jelentek meg. A fafajok száma a mohák teljes fajgazdagsága, míg a fák méretbeli változatossága a specialista epifiton és epixyl mohák fajgazdagsága esetében szerepelt az elemzésben. E két, az erdő természetességét is indikáló (Cantarello és Newton 2008) tényező esetében általában valószínűsíthető a habitat- (Weibull és Rydin 2005) és aljzatdiverzitáson (pl. Lőhmus és mtsai 2007; Ódor és mtsai 2006) keresztül kifejtett hatás. Eredményeink alátámasztják a faállomány szerkezeti diverzitásának fontosságát (Aude és Lawesson 1998; Humphrey és mtsai 2002) a mohaközösségek fajgazdagsága tekintetében.

A mohák teljes fajgazdagságának fafajszámmal mutatott pozitív összefüggésére több magyarázat is elképzelhető. Mivel a faanyaghoz kötődő fajok fajgazdagságában ez a tényező nem volt szignifikáns, vélhetőleg nem a holtfa szubsztrátok sokfélesége a magyarázat, sokkal inkább az egyes fafajok által eltérőképpen befolyásolt termőhelyi adottságok, illetve heterogén fényviszonyok. Ismert, hogy léteznek allelopátiás hatások egyes fafajok és mohák között (Rincon 1988; Startsev és mtsai 2008), ezért elképzelhető, hogy az egyes fafajok környezetében, finom térléptékben eltérő, változatos mohavegetáció alakul ki. Ezenkívül természetesen ezen eredmények értelmezésekor sem szabad figyelmen kívül hagyni az Őrség és a Vendvidék sajátos tájtörténetét (Tímár és mtsai 2002): a gazdag mohafőrával rendelkező, acidofil fenyves állományok ellombosodása erősen elegyes, ugyanakkor fenyvesekre emlékeztető mohavegetációval rendelkező erdőket eredményez.

A specialista, fán előforduló mohák fajszámával a légyszárú szint borítása szignifikáns pozitív összefüggést mutatott. Ennek magyarázatául szolgálhat a légyszárúak és mohák térségben tapasztalható, általánosan pozitív korrelációja, illetve annak fentebb részletesen megvitatott magyarázatai. Ezenkívül, akár a többváltozós elemzésnél a cserjeszint denzitása, a légyszárúak borítása is hozzájárulhat a talajszint mikroklímájának párásabbá tételéhez, ami a

fán előforduló fajok szempontjából különösen lényeges (Aude és Poulsen 2000; Thomas és mtsai 2001).

Érdekes eredmény, hogy a specialista, fán előforduló mohák fajgazdagságának elemzésekor csak a fák méretbeli diverzitása volt szignifikáns tényező, a fafajok száma nem, holott a fán előforduló mohák sok esetben erős fafajpreferenciát mutatnak (Berg és mtsai 2002; McGee és Kimmerer 2002; Szövényi és mtsai 2004), illetve az elegyesség növeli az epifitonok fajgazdagságát (Cleavitt és mtsai 2009). Mintaterületeink kéreglakó mohaközösségének elemzése során szintén a fafajsám bizonyult a legfontosabb tényezőnek a fajgazdagság szempontjából (Király és mtsai 2013), míg a fajösszetételt elsősorban a fafajok elegyaránya határozta meg (Ódor és mtsai 2013). A fák méretbeli változatossága növeli a talajon elérhető faanyaghoz kötődő mikrohabitatok illetve aljzatok sokféleségét; korábbi elemzésünkben e csoport esetében szignifikáns tényező volt a rendelkezésre álló holtfa mennyisége is. Ismert, hogy bükkösben az epifiton mohák egyfajta helyettesítési szekvenciát mutatnak a különböző korú és méretű törzseken (Fritz és mtsai 2009). Annak, hogy a fafajsám ebben a vizsgálatban nem jelent meg szignifikáns tényezőként, egyik oka az lehet, hogy a talajon található, faanyaghoz kötődő mohák közül felvételeinkben az igen gyakori fajok között több a korhadéklakó, mint a kéreglakó, ezért elképzelhető, hogy a fafajok kéregben manifestálódó eltéréseinek hatása ezen a szinten nem jelentős.

A talaj hidrolitikus aciditásának specialista kéreg- és korhadéklakó fajok számára gyakorolt negatív hatása első pillantásra szintén ellentmondásosnak tűnik. Bár általában jellemző, hogy sok mohafaj kötődik a tápanyagszegény, acidofil termőhelyekhez, a vizsgálati területen Király és Ódor (2010) kimutatta, hogy a tölgyek mezotrofikus és barázdált, így sokféle alkalmas mikroélőhelyet biztosító kérgén több epifiton faj találja meg a számára kedvező életfeltételeket, mint a hámló, szárazabb és savanyúbb erdeifenyő-kérgen (Barkman 1958), ezért várható, hogy ezekből a fajokból a fenyvesek savanyúbb termőhelyén is kevesebb fajt találunk. Korábbi elemzésünkben a tölgyek elegyaránya, valamint a tölgyesek aránya a környező erdőkben szignifikánsan befolyásolta a fajkompozíciót. Ezenkívül Fritz és Brunet (2010) eredménye szerint bükkösökben a kéreglakó, különösen a természetvédelmi szempontból jelentős fajok gazdagsága pozitívan korrelál a kéreg pH-jával. Így már jobban érthető, hogy éppen e csoport fajgazdagságára miért van negatív hatással az erősebben savas talaj.

Az ásványi talajfelszínhez kötődő fajokat ezzel szemben a talaj általunk mért jellemzői nem befolyásolták; borításukra az avar mennyisége és a körlepősszeg (mint feljebb már láttuk) negatív, míg a környező táj sokfélesége pozitív hatást gyakorolt, ennek oka valószínűleg a környező táj, mint változatos propagulumforrás szerepére vezethető vissza.

2009-es elemzésünkben a táji diverzitás egyik aspektusa, a környező fenyvesek aránya szignifikáns volt a teljes fajkompozíciót tekintve (az általánosan talajlakó fajok közül több is, pl. *Polytrichastrum formosum*, *Leucobryum glaucum*, *Eurynchium angustirete*, *Scleropodium purum* kötődött hozzá), valamint kedvezően hatott a talajlakó fajok borítására is. E fajok számára lényeges a fenyvesek kedvezőbb fényklímája (Bao 2005; Moora és mtsai 2007) és alacsonyabb avarborítása is.

Az összes, fán előforduló mohafaj borítását elemezve szignifikáns tényezőnek találtuk a faállomány-szerkezeti változókhoz szorosan kapcsolódó avar minőségét: széntartalma pozitív korrelációt mutatott vele. Érdekes eredmény, az irodalomban túlnyomórészt a talaj széntartalmával illetve széntároló kapacitásával (Fontaine és mtsai 2004), az éghajlatváltozás tekintetében különösen lényeges avar–talaj szénforgalommal (Gimmi és mtsai 2013), illetve az ezeket befolyásoló tényezőkkel foglalkozó írásokat találunk. A szénttartalom inkább a szén–nitrogén összefüggésben jelenik meg (Aber és Melillo 1982), különös tekintettel az avar bomlására (Berg 2014; Jacob és mtsai 2010). Ismert (Ahmed és mtsai 2016; Vesterdal és mtsai 2013), és a vizsgálati területen is kimutattuk, hogy ez a változó érzékeny a fafajösszetételre; az Őrségben az idős erdőkkel, valamint a fafajszámmal pozitív, míg a tölgy elegyarányával negatív korrelációt mutat (Ódor 2016). Irodalmi adatok alapján a magasabb lignintartalom miatt a tűlevelűekben általában (Lamloom és Savidge 2003) és az avarukban is (Schulp és mtsai 2008) magasabb a szénttartalom, mint a lombosfákban illetve avarukban. Vizsgálati területünkön a faanyaghoz kötődő fajok közül mind előfordulási gyakoriság, mind borításértékek tekintetében messze kiemelkedik a ciprusmoha, mely a fajkompozíciót vizsgáló redundanciaanalízis diagramján az első tengely mentén jól láthatóan korrelál az erdeifenyő-elegyaránnal. Talán ez lehet az egyik oka annak, hogy bár, mint fentebb láttuk, a specialista epifiton és epixyl fajok a tölgyes állományokban nagyobb fajgazdagsággal fordulnak elő, a teljes fán élő mohaközösség borítása mégis a fenyves állományokban – melyek avarának magasabb a széntartalma – nagyobb.

5.4. A lágyszárú aljnövényzet különböző csoportjait befolyásoló környezeti háttérváltozók szerepének megvitatása

Elemzéseink alapján az Őrségben, szemben a mohák különböző csoportjaival, a lágyszárúak esetében gyakorlatilag egységes háttérváltozó-készlet befolyásolja szignifikánsan az aljnövényzet összes, általunk vizsgált aspektusát, vagyis a kompozíciót, valamint a teljes fajkészlet illetve a zárterdei fajok gazdagságát és borítását is. Ezek a faktorok a következők: az

elérhető diffúz fény mennyisége, a fafajszám, a gyertyán elegyaránya, a talaj agyag–iszap frakciójának aránya, a mohaborítás és a táji elemek diverzitása.

A legerősebb pozitív tényező a fénymennyiség. Az erdők talajszintjének fényviszonyait nyilvánvalóan a lombkorona szerkezete, konkrétan zártsága határozza meg. És bár ebben a környezetben sok esetben a fény a legfontosabb limitáló tényező (Neufeld és Young 2014), mérését számos technikai bonyodalom nehezíti (pl. Tinya és mtsai 2009a,b). Az Őrs-erdő projekt keretében többféle módszert is kipróbáltunk a fény mennyiségének becslésére (Tinya és mtsai 2009b); a dolgozatomhoz végzett elemzésekben a relatív (nyílt területhez viszonyított) diffúz fényt használtam, amelyet LAI-2000 műszerrel mértünk. Ez a műszer két mérést végez párhuzamosan: az egyiket a mintaterületen, a másikat a vizsgált területhez közeli nyílt helyszínen, és e két mérés eltéréseiből számítja a relatív diffúz fény mennyiségét.

A fajkompozíció vizsgálatánál (RDA) azt találtuk, hogy az acidofrekvens, így a vizsgálati területen jellemzően nyíltabb fenyvesekhez kötődő fajok (pl. pillás perjeszittyó, réti csormolya) és a nem erdei fajok (pl. békaszittyó, siskanádtippan) mutatták a legerősebb pozitív összefüggést a fény mennyiségével. A lineáris modellek azt mutatták, hogy a fény valamivel erősebb hatást gyakorolt a teljes lágyszárúborításra (21 %), mint a zárterdei fajok borítására (18 %), viszont a fajgazdagság vizsgálatakor az elérhető fény kicsivel erősebben hatott a zárterdei fajok diverzitására (23 %), mint a teljes fajgazdagságra (21,7 %). Az összes függő változó esetében az elérhető fény mennyisége volt a legfontosabb, pozitív hatású háttérváltozó. Bár ez az eredmény elsőre trivialitásnak tűnhet, korántsem magától értetődő. A tanulmányok többsége arról számol be, hogy, bár az aljnövényzet összborítása pozitívan korrelál az elérhető fény mennyiségével, a zártabb, sötétebb állományokban megnő a zárterdei fajok aránya (pl. Schmidt és mtsai 2014), még erősen záródott állományokban is (Vockenhuber és mtsai 2011). Vagyis külön a zárterdei fajok borítása a fénnel gyakorlatilag negatívan korrelál. Plue és mtsai (2013) magyarázata azonban a mi eredményeinkre is érvényes lehet: bár a zárterdei fajok produkciója általában növekszik az elérhető fénymennyiség csökkenésével, ez a tendencia csak egy pontig érvényes; onnantól kezdve még ezek az árnyéktűrő fajok is erősen reagálnak a fényellátottság enyhe, kedvező változásaira. Ha feltételezzük, hogy az árnyéktűrő lágyszárúak alapvetően a zárt koronát képező fafajok (bükk, juharok, luc, jegenyefenyő) természetes őserdeihez adaptálódtak, akkor meg kell jegyezni, hogy az őserdőkben a finom léptékű bolygatások miatt olyan zárt lombkorona nem alakul ki, mint ami a gazdasági erdők idős állományait jellemzi (Standovár és Kenderes 2003). Sabatini és mtsai (2014b) szintén különbséget találtak a lombkorona-záródás befolyásának erősségében a zártabb bükkös és a

nyíltabb tölgyes állományok közt; előbbiben az aljnövényzet esetében mind az alfa-, mind a béta-diverzitásnak ez volt a legmeghatározóbb tényezője.

A vizsgálati terület fényviszonyaival és azok hatásaival Tinya és mtsai (2009a, b) részletesen foglalkoznak. Az általuk is alkalmazott csoportosítás Collins és mtsai (1985) munkáján alapul. Eszerint a lágyszárúak a fényviszonyokra adott reakciók alapján három csoportba sorolhatók: árnyéktűrő, fény-flexibilis és fénykedvelő fajok. A hagyományosan jobbra zárterdeinek tekintett fény-flexibilis fajok viszonylag finom térléptékben pozitívan reagálnak az elérhető fény mennyiség növekedésére, míg a ténylegesen árnyéktűrő fajok („árnyéknövények”) mintázata nem követi a fény mintázatát. A harmadik csoportot a fénykedvelő növények adják, melyek durvább térléptéknél reagálnak érzékenyen a fényviszonyok változásaira (Tinya és Ódor 2016). Elképzelhető, hogy a mi, térléptéket figyelembe nem vevő modellünkben a fény-flexibilis fajok játsszák a kulcsszerepet.

Ismert jelenség az is, hogy a fény szerepének jelentősége a többi termőhelyi jellemzővel is összefügg. Härdtle és mtsai (2003) a talajszint lágyszárú-, moha- és zuzmófajgazdagságának vizsgálatát bemutató tanulmányában acidofil bükkösökben illetve bükk–tölgy elegyes lombdőkben a lombkorona záródásihiánya volt a legmeghatározóbb környezeti tényező, ezek azonban a mi területünknel lényegesen savanyúbb termőhelyek voltak (átlagos pH 3,3; a mi vizsgálatunkban 4,2). A többi vizsgált erdőtípusban a talajnedvesség (keményfás ligeterdők) illetve a tápanyagtartalom (eutróf és mezotróf bükkösök) meghatározóbbnak bizonyult. A szerzők szerint a zárterdei fajokra a fény nincs olyan erős hatással, hiszen eleve árnyéktűrők. Ugyanakkor ebben a vizsgálatban valamennyi állomány lényegesen alacsonyabb záródású volt, mint az általunk vizsgált minta, saját denziométeres becsléseink alapján (melyeket ezekben az elemzésekben nem használtunk fel, de Tinya és mtsai [2009b] részletesen beszámolnak róluk). Van Couwenberghe és mtsai (2011) hasonló következtetésekre jutottak a lágyszárú aljnövényzet tömegességének vizsgálatakor: megállapították, hogy a lombkorona-záródásihiány hatása a pH függvényében, ráadásul fajonként is eltérő. A mi vizsgálatunkban azonban a fény szerepe a teljes mintában erősebbnek adódott a talajviszonyokénál. Ennek oka, legalábbis részben, minden bizonnyal magában a mintavételben keresendő: a vizsgált, faállomány-szerkezet és –összetétel tekintetében lehetőleg heterogén, azonban egyetlen tájegységben található mintaterületek edafikus viszonyai aránylag egységesek, szemben a fény – faállomány-szerkezet által meghatározott – elérhetőségével.

A fényen kívüli mikroklimatikus tényezők (hőmérséklet és páratartalom) hatása nem adódott szignifikánsnak a talaj lágyszárú közösségének vizsgálatakor. Ezek a faktorok erőteljesebben

befolyásolják az epifiton mohákat és zuzmókat (Király és mtsai 2013; Ódor és mtsai 2013) és a talajlakó, szaprotróf és mikorrhizás gombákat (Kutszegi és mtsai 2015).

A fény mellett a mohákhoz hasonlóan a lágyszárú közösség szempontjából is meghatározóak a szerkezeti diverzitás egyes aspektusai. A fafajsám szignifikáns tényezőként van jelen a közösség kompozícióját vizsgáló redundanciaanalízisben, és pozitívan korrelál mindkét vizsgált csoport fajgazdagságával és borításával is. A többváltozós elemzésben ezen kívül a gyertyán elegyaránya is szignifikáns változó. Utóbbi saját, feljebb részletezett vizsgálataink szerint a talajlakó, opportunista mohák borításával negatívan korrelál, a lágyszárúak redundanciaanalízisének ábráján (7. ábra) pedig azt látjuk, hogy a szintén háttérváltozóként vizsgált teljes mohaborítással is markánsan ellenkező irányba mutat. A lágyszárúak közül tipikus zárterdei fajok korrelálnak vele erősen, pl. erdei madársóska, erdei pajzsika, árnyékvirág, gombernyő, erdei szellőrózsa. A gyertyán gazdasági szempontból nem kedvelt faj, a vizsgálati terület legtöbb állományában jelen van, sőt, több mintában a második lombkoronaszint egyetlen faja. Elképzelhető, hogy az élőhelyi heterogenitást fafajtól függetlenül növelő (Canham és mtsai 1994) második lombkoronaszint kialakítása miatt kötődtek hozzá ezek a fajok. Cook (2015) az irodalmi adatok szegényességének elismerése mellett munkájában arra utal, hogy az erdő lombos szintjeinek (cserjeszint, újulati szint vagy középső lombkoronaszint) jelenléte illetve diverzitása a lombkorona záródásának fokozása és a lombavar-produkció növelése ellenére is olyan változatos mikroélőhelyeket és termőhelyi viszonyokat eredményezhet, amelyek előnyösek a lágyszárú szint sokfélesége szempontjából, vizsgálatunkban a kimondottan zárterdei fajok esetében.

Az RDA tanúsága szerint szintén szignifikáns szerepet játszó, sok zárterdei fajjal (pl. göcsös görvélyfű, hölgypáfrány, indás ínfű stb., 7. ábra) erősen korreláló fafajsám az összes generális lineáris elemzésben is megjelent, a teljes fajgazdagság esetében különösen erős hatással.

A faállomány és az aljnövényzet kompozíciójának összefüggése széles körben kutatott jelenség, bár különösen tűlevelű és lombhullató, vagyis nagyon eltérő jellegű fafajok alkotta erdők viszonylatában alaposan feltárt (pl. Chamagne és mtsai 2016; Chávez és Macdonald 2010; Macdonald és Fenniak 2007). A lombos és tűlevelű állományok alatt szignifikánsan különböznek a környezeti adottságok (lombkorona-záródás, avar mennyisége, talaj hőmérséklete és nitrogéntartalma), és velük együtt a talajszint növényzetének összetétele és abundanciája is (Macdonald és Fenniak 2007). A különbségek kezeletlen, idős állományokban is léteznek a különböző jellegű és kiterjedésű foltok viszonylatában (Chávez és Macdonald 2010, 2012).

A faj- és lágyszárú-diverzitás korrelációja különböző fafajösszetételű, változó mértékben elegyes, de kizárólag lombos erdőkben sem ismeretlen jelenség (Vockenhuber és mtsai 2011). A korreláció erőssége függ az erdőgazdálkodástól: rendkívül intenzíven kezelt állományokban a kapcsolat gyengébb, mint a természetközeli állományokban (Durak 2012). Egyes esetekben a korreláció olyan erős, hogy a fajszám az aljnövényzet gazdagságának indikátoraként is alkalmazható (Barbier és mtsai 2009). Ezenkívül a fajdiverzitás, illetve sok esetben a jelen levő fajok identitása nemcsak az aljnövényzet gazdagságát, de kompozícióját is erősen befolyásolja (Chamagne és mtsai 2016; De Groote és mtsai 2017).

A szakirodalomban a két szint korrelációjának okára is kapunk magyarázatokat illetve hipotéziseket. Kimutatták, hogy vannak olyan lágyszárú fajok, melyek elegyes állományokban bizonyos fafajokat preferálnak (Rodríguez-Calcerrada és mtsai 2011). Ennek oka lehet, hogy az egyes fafajok alatt szignifikáns eltérések mérhetők avarhullás, nitrogénmineralizáció, talajkémhatás és bázistelítettség tekintetében, akár 10 m sugarú körzetben (Binkley és Giardina 1998). A mi esetünkben elképzelhető, hogy például talajkémhatás tekintetében a fafajok eltérő jellege jelentős mikroélelhelybeli változatosságot hoz létre, amit a mintaterületenként öt mérés alapján számított átlagos pH-val nem sikerült megragadnunk; lehet, hogy az egyes fák alatti változatosság nagyobb, mint az átlagos értékek közötti változatosság az egész mintában (az összes mintaterületre a pH szórása nálunk 0,21 egység; Binkley és Giardina [1998] szerint ennél nagyobb különbség is lehet az egyes fafajok alatt). Kísérletesen igazolt, hogy a tölgyek (kocsányos és kocsánytalan) és a nyárhibridek eltérő hatást gyakorolnak a talajra, minek következtében a hozzájuk kötődő lágyszárú aljnövényzet is különbözik (Thomaes és mtsai 2012). Ezek a hatások részben minden bizonnyal az avaron keresztül érvényesülnek az aljnövényzet esetében (pl. Augusto és mtsai 2003; Thomaes és mtsai 2012). Bár a lágyszárúakat érintő modelljeinkbe az avar mennyisége közvetlenül nem került be, a faállomány-szerkezeti változók szerepének magyarázatában fontos szerepet játszhat az elegyes állományok avarának heterogenitása is. A több fajtól származó, vegyes avar bomlása az esetek többségében (bár nem mindig, pl. Prescott és mtsai 2000) nem-additív, a vegyes avar lebomlása nem pontosan úgy zajlik, ahogy az összetevők külön-külön tapasztalt viselkedése alapján várnánk (Ineson és McTiernan 1992), például a tömegvesztés vagy a tápanyagforgalom tekintetében (Gartner és Cardon 2004). A faállomány elegyes jellege meggyorsíthatja a tápanyagkörforgást, ezáltal növeli az aktuálisan elérhető források sokféleségét. A lombavar eltérő minősége a szén mineralizációját, illetve az ebben szerepet játszó mikrobióta-közösség szerveződését is erőteljesen befolyásolja (Fanin és Bertrand 2016).

Vizsgálati területünkön, a minták jelentős részében a bükk magas elegyarányú, akár monodomináns, sok esetben egykorú állományokban jelenik meg. Ezekben az állományokban az aljnövényzet gyér; az alacsony fajgazdagság egyik magyarázata a lombavar jelentős mennyisége (Rodríguez-Calcerrada és mtsai 2011), illetve a bükk avarának az elegyfajoktól származó illetve vegyes avarhoz viszonyított lassabb bomlása (Jacob és mtsai 2010) lehet. Mölder munkatársaival (2008) hasonló termőhelyeken úgy találta, hogy a bükk elegyaránya fontosabb hatást gyakorol az aljnövényzet diverzitására és produktivására, mint az elérhető fény mennyisége. Feltételezésük szerint ennek oka az, hogy az avar módosítja a talaj kémhatását. A bükk növekvő elegyaránya a mi vizsgálati területünkhöz hasonlóan náluk is részben a hagyományos kezelési módok (a német erdőségekben sarjztatás, az Őrségben az extenzív gazdálkodás, később az alomszedés és a szálalás) felhagyásának köszönhető (Mölder és mtsai 2014). Durak (2012) a Kárpátok lejtőin szintén kimutatta a kezelés felhagyásával monodominánssá váló bükk diverzitásra gyakorolt negatív hatását. Ezek az eredmények is alátámasztják a táj- és gazdálkodástörténet figyelembe vételének fontosságát.

Bár a talaj kémiai tulajdonságai általában – nyilvánvalóan – erősen meghatározóak az aljnövényzet szempontjából (pl. Chávez és Macdonald 2010, 2012; Härdtle és mtsai 2003; Ikauniece és mtsai 2013; Van Couwenberghe és mtsai 2011), mi nem mutattunk ki e tekintetben jelentős hatást. Bár sok fontos jellemzőt mértünk (pH, aciditás, kálium- és foszfortartalom, nitrogéntartalom, széntartalom), ezek sem a fajgazdagsággal, sem a borítással nem mutattak szignifikáns korrelációt. Ennek oka lehet az erdei életközösség interakcióinak komplexitása, amely elfedheti a közvetlen összefüggéseket (Gilliam és Roberts 2014). Természetesen az is elképzelhető, hogy a lágyszárú fajgazdagság alakításában egyéb, általunk nem rögzített talajváltozók játszanak fontos szerepet, például a mangán mennyisége, amely Muller (2014) szerint a talaj átfogó termékenységének alkalmas indikátora. Ezenkívül a vizsgálati elrendezésünk, a mintaterületek kiválasztása, a termőhelyek viszonylag egységes volta szintén okozhatja ebben a vizsgálatban a talaj kémiai jellemzőinek háttérbe szorulását. Ugyanez az ok más irányból is szerepet játszhat: a talaj tulajdonságai (szén-, nitrogén- és foszfortartalom, nedvesség) egyes tanulmányok szerint az erdő korával is összefüggésben állnak (De Keersmaecker és mtsai 2004). Mivel azonban vizsgálatunkban szándékosan hasonló korú állományokkal dolgoztunk (vegyeskorú állományok esetében persze ez a kérdés nem is értelmezhető), mintaterületünk talajviszonyait ezek szerint ez a tényező sem tehetné változatosabbá.

A talaj fizikai jellemzése, esetünkben a textúrájának egyik vonása, az agyag- és iszapfrakció aránya a talaj felső 10 cm-ében, ha a fajgazdagságra nem is, de a borításértékekre mindkét

vizsgált csoport esetében szignifikáns negatív hatást gyakorolt. Ez a változó a redundanciaanalízisben is szignifikáns, a diagramon a legtöbb faj vele markánsan ellentétes irányban helyezkedik el. Ennek oka az lehet, hogy, bár a mélyebben található vízzáró réteg nedvesebb termőhelyet, és ennek révén nagyobb produktivitást eredményezhet (Pastor és mtsai 1984), a növekvő agyag- és iszaptartalom a feltalajban pszeudoglejesedéssel és kedvezőtlenebb vízgazdálkodással jár. Az agyagtartalom az avart képző fafajtól függően a talaj széntartalmával és a mikrobiális aktivitással is pozitív összefüggést mutathat (Giardina és mtsai 2001), más eredmények szerint pedig a nitrogén mineralizációjára negatív hatást gyakorol (Hassink és mtsai 1993), de ezt az eredményt nem minden célzott vizsgálat támasztja alá (Giardina és mtsai 2001). Ugyanakkor azt is tekintetbe kell venni, hogy a talaj egyes tulajdonságainak hatása függ az adott terület klimatikus és hidrológiai viszonyaitól, valamint az adott talaj többi tulajdonságától is (Schröder és mtsai 2016), ezért a kapott összefüggés magyarázatára csak óvatosan tehetünk kísérletet.

A táji változatosság fontos tényező volt mind a borítás, mind a fajgazdagság tekintetében, a teljes és a zárterdei növénycsoport esetében is. A környező mátrixról általában úgy tartják, hogy heterogenitása a fajgazdagságot növeli, mivel több, eltérő fajcsoport tekintetében is propagulumforrásként tud szolgálni. A magas táji diverzitás azt jelenti, hogy az erdők körül másféle táji elemek (esetünkben főleg rétek és szántók) is előfordulnak. Ezek közelsége elsősorban a nem erdei fajok sokféleségének kedvez. Érdekes, hogy az aljnövényzet borítása még erősebb korrelációt mutatott a táji diverzitással, mint a fajgazdagság; ezen összefüggés magyarázatát nem ismerjük.

5.5. Kitekintés

Mintaterületeinket viszonylag egységes múltú és klímájú, valamint biogeográfiai adottságú tájegységben jelöltük ki, több, éppen az edafikus faktorok túlzott szórását mérsékelni hivatott szempont figyelembe vétele mellett (mintaterületek viszonylag sík és felszíni víz által közvetlenül nem befolyásolt termőhelyeken, hasonló korú állományokban). A mintavételi elrendezésnek éppen az volt a célja, hogy kimutathatóvá tegye a faállomány szerepét, hiszen egészen eltérő edafikus körülmények között, teljesen különböző termőhelyek élővilága között ilyen jellegű összehasonlításnak nem is lenne értelme. Emellett az is nyilvánvaló, hogy nem szabályozott kísérletet végeztünk, hanem megfigyeléseken alapuló terepi vizsgálatot, melynek elsődleges célja összefüggések feltárása a függő és a magyarázó változók között, de ezekkel nem igazolhatunk ok–okozati kapcsolatokat. Hasonló vizsgálati elrendezés egyéb, kimondottan

a faállomány és ezáltal közvetetten a gazdálkodás hatásával foglalkozó tanulmányokban sem ismeretlen (Barbier és mtsai 2009). Sabatini és mtsai (2014a) idős bükkösökben végzett vizsgálata szintén azt mutatta, hogy a legfontosabb tényező a faállomány-szerkezet, az abiotikus faktorok csak utána következnek.

Vizsgálatunk teljes folyamán alapvetően a talajszint növényzete (mohák és lágyszárúak) szempontjából meghatározó tényezőket kerestük, mind a biotikus (faállomány), mind az abiotikus környezeti faktorok körében. Eredményeink nagy vonalakban mindkét vizsgált élőlénycsoportnál azt mutatták, hogy a faállomány meghatározó szerepe megkerülhetetlen, míg más, lényeges faktorok (talaj- és avartulajdonságok, mikroklíma egyes aspektusai) sok esetben kevésbé fontosnak adódtak. Ennek egyik oka a fent bemutatott vizsgálati elrendezés, de ezzel együtt is nyilvánvaló, hogy a faállomány az erdő tulajdonságaira biotikus és abiotikus szinten alapvető hatással van. E hatások sok, talán a legtöbb összefüggés esetén minden bizonnyal sokkal komplexebbek, illetve hatásmechanizmusuk sokkal finomabb, mint amit mi – minden erőfeszítésünk ellenére – mérni vagy értelmezni tudunk. Ez is közrejátszhat abban, hogy eredményeink sok esetben közvetettnek tűnő összefüggéseket tártak fel.

A harmadik szempont, amit az Őrség és a Vend-vidék erdeiben végzett kutatások esetében semmiképp sem szabad figyelmen kívül hagyni, a tájtörténet hatása. Elemzéseinkben ugyan közvetlenül nem adódott szignifikáns tényezőnek, szerepe azonban mégis megkerülhetetlen. A tájtörténeti változó kimaradásának egyik oka az lehet, hogy kevésbé részletgazdag, és csak az idő egy szeletét tükröző régi felmérések illetve térképek szolgáltak alapjául. Az is lehetséges, hogy az intenzív hasznosítások időszakában megtört a folyamatos erdőborítás, és sok erre rendkívül érzékeny, zárterdei faj teljesen eltűnt a térségből (az epifiton életközösségekkel kapcsolatban lásd Király és mtsai 2013 munkáját), ezért nem tudjuk kimutatni a tájhasználati formák közötti különbségeket. Ezzel együtt azonban a tájtörténet ismeretében sok esetben értelmezhetővé válnak az irodalmat áttekintve ellentmondásosnak tűnő eredmények is.

Eredményeinket nagy vonalakban úgy foglalhatnánk össze, hogy a két vizsgált élőlénycsoport, a talajon élő mohák és a lágyszárúak közötti erős pozitív összefüggés mellett is az egyes konkrét vizsgálatokban találunk eltéréseket a csoportok igényei között. A lágyszárúak két csoportjának viselkedése egységesebb, a mohák eredményei heterogénabbak, és a mohák és lágyszárúak között is vannak eltérések. Az Őrs-erdő projekt keretében felvételezett és elemzett többi élőlénycsoport példájából is tudjuk, hogy nem minden erdei közösségnek egyezők az igényei, sőt, egyes faktorok tekintetében jóformán ellentétesek is lehetnek (pl. sok gombafaj számára kedvezőbb a sok kisméretű holtfa [Nordén és mtsai 2004b], míg a fán élő mohák a holtfa méretével pozitív összefüggéseket mutatnak). Ez az eredmény persze nem

meglepő, a komplex élőhely minden különböző aspektusának megvan a maga élőlényközössége. A legáltalánosabban levonható tanulság talán éppen a rendkívüli sokféleség felismerése, a minden élőlénycsoport számára kedvező megoldás pedig az élőhelyek és források heterogenitásának megőrzése illetve létrehozása (McIntosh és mtsai 2016; Sabatini és mtsai 2016).

5.6. Gyakorlati megfontolások

Közép-Európa erdeiben széles körben érzékelhetőek az erdőgazdálkodás átalakulásának hatásai. A hagyományos gazdálkodási típusok felhagyásának eredményeivel sok tanulmány foglalkozik (pl. sarjerdők Németországban, Mölder és mtsai 2014; Csehországban, Vild és mtsai 2013; Hédl és mtsai 2010; a gesztenyések felhagyása Bulgáriában, Zlatanov és mtsai 2013). A művelési módok átalakulása természetesen nem csak az erdőket érinti (pl. kaszálók átalakulása Erdélyben, Baur és mtsai 2006). Az átalakulások pontos ökológiai mechanizmusa sok esetben nem feltárt, de Kopecký és munkatársai (2013) kimutatták, hogy a korábbi fajkészletből nem véletlenszerűen tűnnek el a fajok, és ez a folyamat aligha visszafordítható. Esetünkben a tanulmányozott régió egyedülálló sokfélesége jelentős részben a múltbéli gazdálkodás változatosságának (sokféle erdőkiélési mód, szántóvá, legelővé alakítás) köszönhető. A jelenben a sokféleséget leginkább a jellemzően kisebb területű magánerdőkben folytatott, természetközeli gazdálkodási módok tartják fenn (Schaich és Plieninger 2013). A nagyüzemi, vágásos gazdálkodás ezzel szemben az állományok homogenizációját okozza (fajösszetétel és állományszerkezet tekintetében is), mely eredményeik alapján a talajszint növényegyütteseinek diverzitása és produktivitása szempontjából is hátrányos.

Vizsgálatunk azt mutatja, hogy a közösségek kompozícióját, fajgazdagságát és borítását meghatározó legfontosabb faktorok állományi szinten hatnak. Kimutattuk azt is, hogy az elérhető fény mennyisége fontos, akárcsak a második lombkoronaszint illetve cserjeszint jelenléte és a fafajok változatossága. Ebből is látható, hogy a legtöbb releváns tényezőt az erdőgazdálkodás erősen meghatározza. A lágyszárúak fajkompozíciójának elemzéséből kiderül, hogy bár a fény a zárterdei fajok számára is a legfontosabb limitáló tényező, az erősen nyílt foltokat elsősorban a nem erdei fajok részesítik előnyben. Az erdei fajok biodiverzitása szempontjából tehát kívánatos a heterogén fényviszonyokkal jellemezhető, mindazonáltal zárt erdőborítás fenntartása. Emellett kedvező az elegyesség növelése, mind az uralkodó fafajok (erdeifenyő, bükk és tölgyfajok) vegyítése, mind az elegyfajok nagyobb arányú megjelenése által. Ilyen módon növelhető a mikroélőhelyek változatossága (pl. Thomaes és mtsai 2012), és

a heterogén avartakaró révén elősegíthető a gyorsabb tápanyagforgalom (Gartner és Cardon 2004). A második lombkoronaszint jelenléte (melynek fő alkotója a gyertyán) szintén fontos, mivel ez szintén a források illetve forráslimitációk változatosságát növeli (Cook 2015). E heterogén feltételek legjobban változatos, de folyamatos erdőborítást biztosító gazdálkodási módokkal, például az egyed alapú vagy csoportos szálalás módszereivel tarthatók fenn (Matthews 1991).

6. Összefoglalás

Doktori dolgozatomban az Őrségi Nemzeti Park területén kijelölt 35 erdőállományban végzett mintavételek alapján arra a kérdésre kerestem a választ, hogy mely biotikus és abiotikus tényezők befolyásolják legerősebben a talajszint moha- és lágyszárú közösségének összetételét, borítását és fajgazdagságát. A közösség szerkezetét többváltozós elemzésekkel (főkomponens-analízis, redundanciaanalízis), a borítás és a fajgazdagság viszonyait regressziós modellek építésével tártam fel. Mivel feltételeztük, hogy mindkét vizsgált élőlénycsoport önmagában is heterogén termőhelyi igényekkel rendelkezhet, nemcsak a teljes közösségeket, hanem ökológiai igények alapján képzett fajcsoportokat is elemeztem (záarterdei és nem erdei lágyszárúak, különböző aljzattípusokon megjelenő mohák).

Vizsgálataimat az Őrs-erdő projekt keretében végeztem. Munkatársaimmal minden mintaterületen rögzítettük a faállomány összetételére és szerkezetére vonatkozó változókat a holtfa jellemzőivel együtt, az aljzat- és fényviszonyokat, valamint a mikroklíma, az avar és a talaj jellemzőit. Légifotók és történelmi feljegyzések alapján a táji környezet és a gazdálkodástörténet egyes aspektusait is bevontuk az elemzésbe.

Eredményeim szerint a mohák és a lágyszárúak borítása és fajgazdagsága is erős, pozitív korrelációt mutat a területen. A két közösséget szignifikánsan meghatározó tényezők átfednek ugyan, de nem azonosak. A mohák kompozíciójára az avarborítás, a cserjedenzitás, a talaj aciditása, a nagy fák jelenléte, az erdefenyő elegyaránya és a fény volt erős hatással, míg a lágyszárúakra a fény, a fafajsám, a gyertyán elegyaránya, a talaj textúrája és a mohaborítás. A mohák aljzatpreferencia alapján képzett csoportjainak igényei részleteikben heterogénnek bizonyultak, a legerősebben befolyásoló tényezők az avar borítása és minősége, a fény mennyisége, a cserjeszint illetve a lágyszárú szint denzitása, a faállomány szerkezetének több jellemzője és a talaj aciditása voltak. A lágyszárúak valamennyi vizsgált csoportjánál a fénymennyiség, a táji diverzitás, a fafajsám és a talajtextúra volt a legmeghatározóbb.

Eredményeink azt mutatják, hogy a terület moha- és lágyszárú közösségét erősen befolyásoló tényezők legnagyobb részére az erdőgazdálkodási gyakorlat közvetlen vagy közvetett hatást gyakorol. Az Őrség és a Vendvidék erdeinek egyik különlegessége a változatos gazdálkodástörténet révén létrejött rendkívüli sokféleség. A fafajok és állományszerkezeti jellemzők heterogenitása önmagában pozitívan hat az aljnövényzet gazdagságára, de emellett a heterogén viszonyok fenntartása azért is kívánatos, mert még a két vizsgált élőlénycsoport egyes alcsoportjainak is részben eltérőek a preferenciái.

7. Summary

In my thesis, I explored the most important biotic and abiotic factors influencing the composition, species richness, and cover of the bryophyte and herbaceous communities of the forest floor. Data were gathered from 35 forest stands, located in the area of the Órség National Park, West Hungary. Species composition was explored by multivariate analyses (principal component analysis, redundancy analysis), while characteristics of species richness and cover were examined by regression models. As we expected that the two groups prefer heterogeneous sites, we analysed not only the entire communities, but some separate species groups as well, formed on the basis of ecological traits (closed-forest and non-forest herbs, bryophytes with differing substrate preferences).

This study was conducted as part of the broader Órs-erdő Project. With my colleagues, I recorded the characteristics of the sampling sites, namely, aspects of tree species richness, composition, and stand structure (including deadwood), quantity and quality of substrate and light, as well as microclimatic, leaf litter, and soil characteristics. Based on aerial photographs and historical data, some aspects of the landscape and management history were also used in the analyses.

According to my results, both the species richness and the cover of herbs and bryophytes are strongly, positively related in the area. The most important factors for the two communities overlap, but are not identical. Bryophyte composition was determined by litter cover, shrub density, soil acidity, presence of large trees, proportion of scots pine, and light, while that of the herbaceous level was influenced by light, tree species richness, proportion of hornbeam, soil texture and bryophyte cover. The ecological demands of the species groups of bryophytes, formed by substrate preference, were heterogeneous, with the most important factors being litter cover and quality, light quantity, shrub and herb density, stand structural variables, and soil acidity. For all the examined herbaceous groups, light quantity, landscape diversity, tree species richness, and soil texture were the most important factors.

According to our results, the most significant factors influencing the bryophyte and herbaceous layer in the forests of the area are directly or indirectly determined by forest management. The forests of the area are indeed special because of its versatility, partly a result of various past management. Heterogeneity in tree species composition and stand structure acts positively on the richness of the forest floor communities, but its maintenance is also important in order to preserve various ecological groups with different site preferences.

8. Köszönetnyilvánítás

Elsősorban köszönöm témavezetőmnek, Ódor Péternek, aki az első perctől az utolsóig végigkísérte (kíséri) ennek a munkának az útját, hogy mindig kész tanítani, nem félek tőle kérdezni, és a sok terepi munka közben arra is odafigyel, hogy ki hogy szereti a kávé. Komolyan úgy gondolom, hogy a világon nem sok témavezető várta volna ki ilyen türelemmel és barátsággal, hogy én ezt a dolgot megírjam.

Rajta kívül elsődleges köszönet illeti munkatársaimat, az Őrs-erdő projekt valamennyi résztvevőjét, akik adataikat rendelkezésemre bocsátották. Különösen hálás vagyok azoknak, akikkel a szép emlékü terepi munkákat végeztük együtt, így elsősorban Tinya Flórának, Németh Baláznak, Mag Zsuzsinak, Király Ildikónak, Molnár Ákosnak és Mazál Istvánnak.

A műszerek egy részét és tanácsait is megosztotta velünk Standovár Tibor, amit ezúton én is köszönök. A dolgozatom anyagát képező cikkeket, valamint a témában született korábbi dolgozataimat (szakdolgozat, TDK) fontos szempontokkal gazdagította Podani János tanár úr. A Növényrendszertan Tanszék befogadó és munkára ösztönző légköre segített haladni a doktori képzés éve alatt.

A terepi felvételezések során az Őrségi Nemzeti Park Igazgatósága ingyenes szállást bocsátott rendelkezésünkre, témavezetőm munkáját a Magyar Zoltán Ösztöndíj és a Bolyai János Ösztöndíj támogatta. A kutatást az OTKA D46045, NI68218 és K79158 pályázatok keretében végeztük. A disszertáció elkészítését az NKFIH (GINOP-2.3.2-15-2016-00019) támogatta.

Szüleim biztos alapja nélkül ezen az úton el sem indultam volna, folyamatos, időráfordítást nem sajnáló támogatásuk nélkül pedig biztos, hogy nem érek célba. Utóbbi kitétel anyósomra és apósomra is maradéktalanul érvényes. Férjem, Szövényi Gergely már a terepen is sokszor ott volt és nem bánta, ha hatalmas tudását, rengeteg tapasztalatát már-már sajátomnak tekintem. Belém vetett bizalmát sok év alatt sem veszítette el, kézirataimat mindig elolvasta, a munkával járó feszültségeket és a gyerekek ráeső részét példás türelemmel viselte. Köszönöm neki.

9. Irodalom

- Aber JD, Melillo JM (1982) Nitrogen immobilization in decaying hardwood leaf litter as a function of initial nitrogen and lignin content. *Canadian Journal of Botany* 60(11):2263–2269. doi:10.1139/b82-277
- Ahmed IU, Smith AR, Jones DL, Godbold DL (2016) Tree species identity influences the vertical distribution of labile and recalcitrant carbon in a temperate deciduous forest soil. *Forest Ecology and Management* 359:352–360. doi: 10.1016/j.foreco.2015.07.018
- Ampoorter E, Baeten L, Vanhellemont M, Bruelheide H, Scherer-Lorenzen M, Baasch A, Erfmeier A, Hock M, Verheyen K (2015) Disentangling tree species identity and richness effects on the herb layer: first results from a German tree diversity experiment. *Journal of Vegetation Science* 26:742–755. doi:10.1111/jvs.12281
- Ampoorter E, Selvi F, Auge H, Baeten L, Berger S, Carrari E, Coppi A, Fotelli M, Radoglou K, Setiawan NN, Vanhellemot M, Verheyen K (2016) Driving mechanisms of overstory–understory diversity relationships in European forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 19:21–29. doi:10.1016/j.ppees.2016.02.001
- Andersson LI, Hytteborn H (1991) Bryophytes and decaying wood - a comparison between managed and natural forest. *Holarctic Ecology* 14:121–130.
- Andivia E, Rolo V, Jonard M, Formánek P, Ponette Q (2016) Tree species identity mediates mechanisms of top soil carbon sequestration in a Norway spruce and European beech mixed forest. *Annals of Forest Science* 73(2):437–447. doi:10.1007/s13595-015-0536-z
- Angelini A, Corona P, Chianucci F, Portoghesi L (2015) Structural attributes of stand overstory and light under the canopy. *Annals of Silvicultural Research* 39(1): 23–31. doi:10.12899/ASR-993
- Arcanum Kft. (2006): A második magyar katonai felmérés 1806-1869. DVD kiadvány. Arcanum Kft., Budapest.
- Ares A, Berryman SD, Puettmann KJ (2009) Understory vegetation response to thinning disturbance of varying complexity in coniferous stands. *Applied Vegetation Science* 12:472–487. doi:10.1111/j.1654-109X.2009.01042.x
- Åström M, Dynesius M, Hylander K, Nilsson C (2005) Effects of slash harvest on bryophytes and vascular plants in southern boreal forest clear-cuts. *Journal of Applied Ecology* 42:1194–1202. doi:10.1111/j.1365-2664.2005.01087.x
- Aude E, Ejrnæs R (2005) Bryophyte colonisation in experimental microcosms: the role of nutrients, defoliation and vascular vegetation. *Oikos* 109:323–330. doi:10.1111/j.0030-1299.2005.13268.x
- Aude E, Lawesson JE (1998) Vegetation in Danish beech forest: the importance of soil, microclimate and management factors, evaluated by variation partitioning. *Plant Ecology* 134(1):53–65.
- Aude E, Poulsen RS (2000) Influence of management on the species composition of epiphytic cryptogams in Danish *Fagus* forest. *Applied Vegetation Science* 3:81–88. doi:10.2307/1478921

- Augusto L, Dupouey J-L, Ranger J (2003) Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Annals of Forest Science* 60:823–831. doi:10.1051/forest:2003077
- Badano EI, Samour-Nieva OR, Flores J, Douterlungne D (2015) Microclimate and seeding predation as drivers of tree recruitment in human-disturbed oak forests. *Forest Ecology and Management* 356:93–100. doi:10.1016/j.foreco.2015.07.031
- Baeten L, Verheyen K, Wirth C, Bruelheide H, Bussotti F, Finér L, Jaroszewicz B, Selvi F, Valladares F, Allan E, Ampoorter E, Auge H, Avăcăriei D, Barbaro L, Bărnoaiea I, Bastias CC, Bauhus J, Beinhoff C, Benavides R, Benneter A, Berger S, Berthold F, Boberg J, Bonal D, Brüggemann W, Carnol M, Castagneyrol B, Charbonnier Y, Čečko E, Coomes D, Coppi A, Dalmaris E, Dănilă G, Dawud SM, de Vries W, De Wandeler H, Deconchat M, Domisch T, Duduman G, Fischer M, Fotelli M, Gessler A, Gimeno TE, Granier A, Grossiord C, Guyot V, Hantsch L, Hättenschwiler S, Hector A, Hermy M, Holland V, Jactel H, Joly FX, Jucker T, Kolb S, Koricheva J, Lexer MJ, Liebergesell M, Milligan H, Müller S, Muys B, Nguyen D, Nichiforel L, Pollastrini M, Proulx R, Rabasa S, Radoglou K, Ratcliffe S, Raulund-Rasmussen K, Seiferling I, Stenlid J, Vesterdal L, von Wilpert K, Zavala MA, Zielinski D, Scherer-Lorenzen M (2013) A novel comparative research platform designed to determine the functional significance of tree species diversity in European forests, In *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15(5):281–291, ISSN 1433-8319. doi:10.1016/j.ppees.2013.07.002.
- Baker SC, Halpern CB, Wardlaw TJ, Crawford RL, Bigley RE, Edgar GJ, Evans SA, Franklin JF, Jordan GJ, Karpievitch Y, Spies TA, Thomson RJ (2015) Short- and long-term benefits for forest biodiversity of retaining unlogged patches in harvested areas. *Forest Ecology and Management* 353:187–195. doi:10.1016/j.foreco.2015.05.021
- Baker T, Jordan GJ, Steel EA, Fountain-Jones NM, Wardlaw TJ, Baker SC (2014) Microclimate through space and time: Microclimatic variation at the edge of regeneration forests over daily, yearly and decadal time scales. *Forest Ecology and Management* 334:174–184. doi:10.1016/j.foreco.2014.09.008
- Bakhtiari F, Jacobsen JB, Strange N, Helles F (2014) Revealing lay people's perceptions of forest biodiversity value components and their application in valuation method. *Global Ecology and Conservation* 1:27–42. doi:10.1016/j.gecco.2014.07.003
- Baltzinger M, Archaux F, Dumas Y (2012) Tree litter and forest understorey vegetation: a conceptual framework to understand the effects of tree litter on a perennial geophyte, *Anemone nemorosa*. *Annals of Botany* 109:1175–84. doi:10.1093/aob/mcs047
- Bao WK (2005) Structural features of *Polytrichum formosum* Hedw. populations along a habitat sequence of cutover restoration in the eastern Tibetan Plateau. *Ecological Restoration* 20:701–707. doi:10.1007/s11284-005-0088-z
- Barbier S, Chevalier R, Loussot P, Bergès L, Gosselin F (2009) Improving biodiversity indicators of sustainable forest management: Tree genus abundance rather than tree genus richness and dominance for understory vegetation in French lowland oak-hornbeam forests. *Forest Ecology and Management* 258S:S176–S186. doi:10.1016/j.foreco.2009.09.004
- Barbier S, Gosselin F, Balandier P (2008) Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved – a critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management* 254:1–15. doi:10.1016/j.foreco.2007.09.038

- Bardat J, Aubert M (2007) Impact of forest management on the diversity of corticolous bryophyte assemblages in temperate forests. *Biological Conservation* 139:47–66. doi:10.1016/j.biocon.2007.06.004
- Barkman JJ (1958) *Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes*. Van Gorcum, Assen.
- Bartels SF, Chen HYH (2013) Interactions between overstorey and understorey vegetation along an overstorey compositional gradient. *Journal of Vegetation Science* 24:543–552. doi:10.1111/j.1654-1103.2012.01479.x
- Bartemucci P, Messier C, Canham CD (2006) Overstory influences on light attenuation patterns and understory plant community diversity and composition in southern boreal forests of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 36(9):2065–2079. doi:10.1139/x06-088
- Bauhus J, Puettmann KJ, Kühne C (2013) Close-to-nature forest management in Europe: does it support complexity and adaptability of forest ecosystems? In: Messier C, Puettmann KJ, Coates KD (szerk.) (2013) *Managing forests as complex adaptive systems: building resilience to the challenge of global change*. The Earthscan forest library, Routledge, pp 187–213.
- Baur B, Cremene C, Groza G, Rakosy L, Schileyko AA, Baur A, Stoll P, Erhardt A (2006) Effects of abandonment of subalpine hay meadows on plant and invertebrate diversity in Transylvania, Romania. *Biological Conservation* 132:261–273. doi:10.1016/j.biocon.2006.04.018
- Bell FW, Lamb EG, Sharma M, Hunt S, Anand M, Dacosta J, Newmaster SG (2016) Relative influence of climate, soils, and disturbance on plant species richness in northern temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management* 381:93–105. doi:10.1016/j.foreco.2016.07.016
- Bellér P (1997) *Talajvizsgálati módszerek [Methods of soil analysis.] Egyetemi jegyzet, Soproni Egyetem, Erdőmérnöki Kar. Termőhelyismerettani Tanszék, Sopron*
- Berg Å, Gärdenfors U, Hallingbäck T, Norén M (2002) Habitat preferences of red-listed fungi and bryophytes in woodland key habitats in southern Sweden – analyses of data from a national survey. *Biodiversity and Conservation* 11:1479–1503. doi:10.1023/A:1016271823892
- Berg B (2014) Decomposition patterns for foliar litter – A theory for influencing factors. *Soil Biology and Biochemistry* 78:222–232. doi:10.1016/j.soilbio.2014.08.005
- Bergamini A, Pauli D, Peintinger M, Schmid B (2001) Relationships between productivity, number of shoots and number of species in bryophytes and vascular plants. *Journal of Ecology* 89:920–929. doi:10.1111/j.1365-2745.2001.00613.x
- Berges L, Avon C, Verheyen K, Dupouey JL (2013) Landownership is an unexplored determinant of forest understory plant composition in Northern France. *Forest Ecology and Management* 306:281–291. doi:10.1016/j.foreco.2013.06.064
- Bidló A, Szűcs P (2014) A holtfa szerepe az erdőállományok anyagforgalmában és talajfejlődésében. In Csóka Gy, Lakatos F (szerk.) *A holtfa*. *Silva Naturalis* 4, pp 175–188.
- Binkley D, Giardina C (1998) Why do tree species affect soils? The warp and woof of tree-soil interactions. *Biogeochemistry* 42:89–106. doi:10.1023/A:1005948126251

- Boch S, Prati D, Müller J, Socher S, Baumbach H, Buscot F, Gockel S, Hemp A, Hessenmöller D, Kalko EKV, Linsenmair KE, Pfeiffer S, Pommer U, Schöning I, Schulze ED, Seilwinder C, Weisser WW, Wells K, Fischer M (2013) High plant species richness indicates management-related disturbances rather than the conservation status of forests. *Basic and Applied Ecology* 14:496–505. doi:10.1016/j.baae.2013.06.001
- Bölöni J, Ódor P (2014) A holtfa mennyisége a mérsékelt övi erdőkben. In Csóka Gy, Lakatos F (szerk.) *A holtfa*. *Silva Naturalis* 4, pp 201–215.
- Bölöni J, Ódor P, Ádám R, Keeton WS, Aszalós R (2017) Quantity and dynamics of dead wood in managed and unmanaged dry-mesic oak forests in the Hungarian Carpathians. *Forest Ecology and Management* 399:120–131. doi:10.1016/j.foreco.2017.05.029.
- Bond-Lamberty B, Gower ST (2007) Estimation of stand-level leaf area for boreal bryophytes. *Oecologia* 151:584–592.
- Boros A (1968) *Bryogeographie und Bryoflora Ungarns*. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Božanić B, Hradílek Z, Machač O, Pižl V, Št'áhlavský F, Tufová J, Véle A, Tuf IH (2013) Factors affecting invertebrate assemblages in bryophytes of the Litovelské Luh Nature Reserve, Czech Republic. *Acta Zoologica Bulgarica* 65(2):197–206.
- Bradshaw RHW, Jones CS, Edwards SJ, Hannon GE (2015) Forest continuity and conservation value in Western Europe. *The Holocene* 25(1):194–202. doi:10.1177/0959683614556378
- Brang P, Spathelf P, Larsen JB, Bauhus J, Bončina A, Chauvin C, Drössler L, García-Güemes C, Heiri C, Kerr G, Lexer MJ, Mason B, Mohren F, Mühlethaler U, Nocentini S, Svoboda M (2014) Suitability of close-to-nature silviculture for adapting temperate European forests to climate change. *Forestry* 87:492–503. doi:10.1093/forestry/cpu018
- Brulisauer AR, Bradfield GE, Maze J (1996) Quantifying organisational change after fire in lodgepole pine forest understorey. *Canadian Journal of Botany* 74:1773–1782. doi:10.1139/b96-214
- Brūmelis G, Jonsson BG, Kouki J, Kuuluvainen T, Shorohova E (2011) Forest naturalness in northern Europe: perspectives on processes, structures and species diversity. *Silva Fennica* 45(5):807–821. doi:10.14214/sf.446
- Buckley DS, Sharik TL, Isebrands JG (1998) Regeneration of northern red oak: positive and negative effects of competitor removal. *Ecology* 79:65–78. doi:10.1890/0012-9658(1998)079[0065:RONROP]2.0.CO;2
- Burke DA, Elliott KA, Holmes SB, Bradley D (2008) The effects of partial harvest on the understory vegetation of southern Ontario woodlands. *Forest Ecology and Management* 255, 2204–2212. doi:10.1016/j.foreco.2007.12.032
- Burrascano S, de Andrade RB, Paillet Y, Ódor P, Antonini G, Bouget C, Campagnaro T, Gosselin F, Janssen P, Persiani AM, Nascimbene J, Sabatini FM, Sitzia T, Blasi C (2018) Congruence across taxa and spatial scales: Are we asking too much of species data? *Global Ecology and Biogeography* 27, 980–990. doi: 10.1111/geb.12766
- Campatella G, Canullo R, Gimona A, Garadnai J, Chiarucci A, Giorgini D, Angelini E, Cervellini M, Chelli S, Bartha S (2016) Scale-dependent effects of coppicing on the species pool of late successional beech forests in the central Apennines, Italy. *Applied Vegetation Science* 19(3):474–485. doi:10.1111/avsc.12235

- Canham CD, Finzi AC, Pacala SW, Burbank DH (1994) Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research* 24:337–349. doi:10.1139/x94-046
- Cantarello E, Newton AC (2008) Identifying cost-effective indicators to assess the conservation status of forested habitats in Natura 2000 sites. *Forest Ecology and Management* 256:815–826. doi:10.1016/j.foreco.2008.05.031
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace GM, Tilman D, Wardle DA, Kinzig AP, Daily GC, Loreau M, Grace JB, Larigauderie A, Srivastava DS, Naeem S (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486:59–67. doi:10.1038/nature11148
- Carter DW, Arocena JM (2000) Soil formation under two moss species in sandy materials in central British Columbia (Canada). *Geoderma* 98:157–176. doi:10.1016/S0016-7061(00)00059-8
- Cervellini M, Fiorini S, Cavicchi A, Campatella G, Simonetti E, Chelli S, Canullo R, Gimona A (2017) Relationships between understory specialist species and local management practices in coppiced forests – Evidence from the Italian Apennines. *Forest Ecology and Management* 385:35–45. doi:10.1016/j.foreco.2016.11.027
- Chamagne J, Paine CET, Schoolmaster DR Jr, Stejskal R, Volařík D, Šebesta J, Trnka F, Koutecký T, Švarc P, Svátek M, Hector A, Matula R (2016) Do the rich get richer? Varying effects of tree species identity and diversity on the richness of understory taxa. *Ecology* 97(9):2364–2373. doi:10.1002/ecy.1479
- Chávez V, Macdonald SE (2010) The influence of canopy patch mosaics on understory plant community composition in boreal mixedwood forest. *Forest Ecology and Management* 259:1067–1075. doi:10.1016/j.foreco.2009.12.013
- Chávez V, Macdonald SE (2012) Partitioning vascular understory diversity in mixedwood boreal forests: The importance of mixed canopies for diversity conservation. *Forest Ecology and Management* 271:19–26. doi:10.1016/j.foreco.2011.12.038
- Chazdon RL, Pearcy RW (1991): The importance of sunflecks for forest understory plants. *BioScience* 41:760–766. doi:10.2307/1311725
- Chen J, Franklin JF, Spies TA (1995) Growing-season microclimatic gradients from clearcut edges into old-growth douglas-fir forests. *Ecological Applications* 5(1):74–86. doi:10.2307/1942053
- Cho Y, Lee D, Bae SY (2017) Effects of vegetation structure and human impact on understory honey plant richness: implications for pollinator visitation. *Journal of Ecology and Environment* 41:2. doi:10.1186/s41610-016-0020-1
- Cleavitt NL, Dibble AC, Werier DA (2009) Influence of tree composition upon epiphytic macrolichens and bryophytes in old forests of Acadia National Park, Maine. *The Bryologist* 112(3):467–487. doi:10.1639/0007-2745-112.3.467
- Collins BS, Dunne KP, Pickett STA (1985) Responses of forest herbs to canopy gaps. In: Pickett STA (szerk): *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press Inc., Orlando, 218–234.

- Cook JE (2015) Structural effects on understory attributes in second-growth forests of northern Wisconsin, USA. *Forest Ecology and Management* 347:188–199. doi:10.1016/j.foreco.2015.03.027
- Cools N, De Vos B (2010) Sampling and Analysis of Soil. Manual Part X. In: Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests, UNECE, ICP Forests, Hamburg. ISBN: 978-3-926301-03-1. [<http://www.icp-forests.org/Manual.htm>] (2015. október 2.)
- Cornelissen JHC, Lang SI, Soudzilovskaia NA, During HJ (2007) Comparative cryptogam ecology: A review of bryophyte and lichen traits that drive biogeochemistry. *Annals of Botany* 99(5):987–1001. doi:10.1093/aob/mcm030
- Czirok I (szerk) (1999) A szálalásról és a szálalóvágásról a hazai szakirodalom alapján. Állami Erdészeti Szolgálat, Erdőtervezési Osztály.
- Csóka Gy (2014) Holtfa mint életfeltétel. In Csóka Gy, Lakatos F (szerk.) A holtfa. *Silva Naturalis* 4, pp 43–46.
- Day SP (1993) Woodland origin and ‘ancient woodland indicators’: a case-study from Sidlings Copse, Oxfordshire, UK. *The Holocene* 3:45. doi:10.1177/095968369300300105
- De Frenne P, Rodríguez-Sánchez F, Coomes DA, Baeten L, Verstraeten G, Vellend M, Bernhardt-Römermann M, Brown CD, Brunet J, Cornelis J, Decocq GM, Dierschke H, Eriksson O, Gilliam FS, Hédli R, Heinken T, Hermy M, Hommel P, Jenkins MA, Kelly DL, Kirby KJ, Mitchell FJ, Naaf T, Newman M, Peterken G, Petrík P, Schultz J, Sonnier G, Van Calster H, Waller DM, Walther GR, White PS, Woods KD, Wulf M, Graae BJ, Verheyen K (2013) Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110(46):18561–18565. doi:10.1073/pnas.1311190110
- De Groote SRE, van Schroyen Lantman IM, Sercu BK, Dekeukeleire D, Boonyarittichai R, Smith HK, de Beelde R, Ceunen K, Vantieghem P, Matheve H, De Neve L, Vanhellemont M, Baeten L, De La Peña E, Bonte D, Martel A, Verheyen K, Lens L (2017) Tree species identity outweighs the effects of tree species diversity and forest fragmentation on understory diversity and composition. *Plant Ecology and Evolution* 150(3):229–239. doi:10.5091/plecevo.2017.1331
- De Keersmaecker L, Martens L, Verheyen K, Hermy M, De Schrijver A, Lust N (2004) Impact of soil fertility and insolation on diversity of herbaceous woodland species colonizing afforestations in Muizen forest (Belgium). *Forest Ecology and Management* 188:291–304. doi:10.1016/j.foreco.2003.07.025
- de las Heras J, Guerra J, Herranz JM (1990) Bryophyte colonization of soils damaged by fire in south-east Spain: a preliminary report on dynamics. *Journal of Bryology* 16:275–288. doi:10.1179/jbr.1990.16.2.275
- Dövényi Z (szerk) (2010) Magyarország kistájainak katesztere [Cadastre of Hungarian regions]. MTA Földrajztudományi Intézet, Budapest.
- Doxford SW, Ooi MKJ, Freckleton RP (2013) Spatial and temporal variability in positive and negative plant–bryophyte interactions along a latitudinal gradient. *Journal of Ecology* 101:465–474. doi:10.1111/1365-2745.12036

- Duguid MC, Ashton MS (2013) A meta-analysis of the effect of forest management for timber on understory plant species diversity in temperate forests. *Forest Ecology and Management* 303:81–90. doi:10.1016/j.foreco.2013.04.009
- Dupouey JL, Dambrine E, Laffite JD, Moares C (2002) Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology* 83:2978–2984. doi:10.2307/3071833
- Durak T (2012) Changes in diversity of the mountain beech forest herb layer as a function of the forest management method. *Forest Ecology and Management* 276:154–164. doi:10.1016/j.foreco.2012.03.027
- Dynesius M, Åström M, Christer N (2008) Microclimatic buffering by logging residues and forest edges reduces clear-cutting impacts on forest bryophytes. *Applied Vegetation Science* 11:345–354. doi:10.3170/2008-7-18457
- Dzwonko Z, Gawroński S (2002) Effect of litter removal on species richness and acidification of a mixed oak-pine woodland. *Biological Conservation* 106:389–398. doi:10.1016/S0006-3207(01)00266-X
- Elementar Analysensysteme GmbH (2000), leírás: http://www.elementar.de/fileadmin/user_upload/Elementar_Website/Downloads/Application_Notes/vario_EL_cube/AN-A-090609-D-01_01.pdf. (2015. szeptember 24.)
- Erzberger P, Papp B (2004) Annotated checklist of Hungarian bryophytes. *Studia Botanica Hungarica* 35:91–149.
- Esseen P-A, Ehnström B, Ericson L, Sjöberg K (1997) Boreal forests. *Ecological Bulletins* 46:16–47.
- Fanin N, Bertrand I (2016) Aboveground litter quality is a better predictor than belowground microbial communities when estimating carbon mineralization along a land-use gradient. *Soil Biology and Biochemistry* 94:48–60. doi:10.1016/j.soilbio.2015.11.007
- Faraway JJ (2005) *Linear models with R*. Chapman and Hall, London.
- Fedrowitz K, Koricheva J, Baker SC, Lindenmayer DB, Palik B, Rosenvald R, Beese W, Franklin JF, Kouki J, Macdonald E, Messier C, Sverdrup-Thygeson A, Gustafsson L (2014), Review: Can retention forestry help conserve biodiversity? A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 51:1669–1679. doi:10.1111/1365-2664.12289
- Fenton NJ, Frego KA (2005) Bryophyte (moss and liverwort) conservation under remnant canopy in managed forests. *Biological Conservation* 122:417–430. doi:10.1016/j.biocon.2004.09.003
- Fischer H, Huth F, Hagemann U, Wagner S (2015) Developing restoration strategies for temperate forests using natural regeneration processes. In: Stanturf JA (szerk.) (2015) *Restoration of Boreal and Temperate Forests*. CRC Press, pp 103–164.
- Flensted KK, Bruun HH, Ejrnæs R, Eskildsen A, Thomsen PF, Heilmann-Clausen J (2016) Red-listed species and forest continuity – A multi-taxon approach to conservation in temperate forests. *Forest Ecology and Management* 378:144–159. doi:10.1016/j.foreco.2016.07.029
- Fontaine S, Bardoux G, Abbadie L, Mariotti A (2004) Carbon input to soil may decrease soil carbon content. *Ecology Letters* 7:314–320. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00579.x

- Frey SJK, Hadley AS, Johnson SL, Schulze M, Jones JA, Betts MG (2016) Spatial models reveal the microclimatic buffering capacity of old-growth forests. *Science Advances* 2(4). doi:10.1126/sciadv.1501392
- Fritz Ö, Brunet J (2010) Epiphytic bryophytes and lichens in Swedish beech forests – effects of forest history and habitat quality. *Ecological Bulletins* 53:95–107.
- Fritz Ö, Niklasson M, Churski M (2009) Tree age is a key factor for the conservation of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests. *Applied Vegetation Science* 12:93–106. doi:10.1111/j.1654-109X.2009.01007.x
- Gálhidy L, Mihók B, Hagyó A, Rajkai K, Standovár T (2006) Effects of gap size and associated changes in light and soil moisture on the understory vegetation of a Hungarian beech forest. *Plant Ecology* 183:133–145. doi:10.1007/s11258-005-9012-4
- Gartner TB, Cardon ZG (2004) Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* 104:230–246. doi:10.1111/j.0030-1299.2004.12738.x
- George LO, Bazzaz FA (2014) The herbaceous layer as a filter determining spatial pattern in forest tree regeneration. In: Gilliam FS (szerk.) *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*. Oxford, New York, pp 340–355.
- Germany MS, Bruelheide H, Erfmeier A (2017) Limited tree richness effects on herb layer composition, richness and productivity in experimental forest stands. *Journal of Plant Ecology* 10(1):190–200. doi:10.1093/jpe/rtw109
- Giardina CP, Ryan MG, Hubbard RM, Binkley D (2001) Tree species and soil textural controls on carbon and nitrogen mineralization rates. *Soil Science Society of America Journal* 65:1272–1279. doi:10.2136/sssaj2001.6541272x
- Gignac LD, Dale MRT (2005) Effects of fragment size and habitat heterogeneity on cryptogam diversity in the low-boreal forests of Western Canada. *The Bryologist* 108:50-66.
- Gilliam FS (2014) Introduction: The herbaceous layer – The forest between the trees. In: Gilliam FS (szerk.) *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*. Oxford, New York, pp 1–12.
- Gilliam FS, Roberts MR (2014) Interactions between the herbaceous layer and overstory canopy of Eastern forests. A mechanism for linkage. In: Gilliam FS (szerk.) *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*. Oxford, New York, pp 233–254.
- Gimmi U, Poulter B, Wolf A, Portner H, Weber P, Bürgi M (2013) Soil carbon pools in Swiss forests show legacy effects from historic forest litter raking. *Landscape Ecology* 28(5):835–846. doi:10.1007/s10980-012-9778-4
- Glover GR, Creighton JL, Gjerstad DH (1989) Herbaceous weed control increases loblolly pine growth. *Journal of Forestry* 87:47–50. doi:10.1093/jof/87.2.47
- Godefroid S, Rucquoi S, Koedam N (2005) To what extent do forest herbs recover after clearcutting in beech forests? *Forest Ecology and Management* 210:39–53. doi:10.1016/j.foreco.2005.02.020
- Godefroid S, Rucquoi S, Koedam N (2006) Spatial variability of summer microclimates and plant species response along transects within clearcuts in a beech forest. *Plant Ecology* 185:107–121. doi:10.1007/s11258-005-9088-x

- Gonzalez M, Augusto L, Gallet-Budynek A, Xue J, Yauschew-Raguenes N, Guyon D, Trichet P, Delerue F, Niollet S, Andreasson F, Achat DL, Bakker MR (2013) Contribution of understory species to total ecosystem aboveground and belowground biomass in temperate *Pinus pinaster* Ait. forests. *Forest Ecology and Management* 289:38–47. doi:10.1016/j.foreco.2012.10.026
- Gornall JL, Woodin SJ, Jónsdóttir IS, van der Wal R (2011) Balancing positive and negative plant interactions: how mosses structure vascular plant communities. *Oecologia* 166(3):769–82. doi:10.1007/s00442-011-1911-6
- Gray DM, Swanson J, Dighton J (2012) The influence of contrasting ground cover vegetation on soil properties in the NJ pine barrens. *Applied Soil Ecology* 60:41–48. doi:10.1016/j.apsoil.2012.06.007
- Grimmond CSB, Robeson SM, Schoof JT (2000) Spatial variability of micro-climatic conditions within a mid-latitude deciduous forest. *Climate Research* 15:137–149.
- Groeneveld EVG, Massé A, Rochefort L (2007) *Polytrichum strictum* as a nurse-plant in peatland restoration. *Restoration Ecology* 15:709–719. doi:10.1111/j.1526-100X.2007.00283.x
- Grolle R, Long DG (2000) An annotated check-list of the Hepaticae and Anthocerotae of Europe and Macaronesia. *Journal of Bryology* 22:103–140. doi:10.1179/jbr.2000.22.2.103
- Gustafsson L, Baker SC, Bauhus J, Beese WJ, Brodie A, Kouki J, Lindenmayer DB, Löhmus A, Martínez Pastur G, Messier C, Neyland M, Palik B, Sverdrup-Thygeson A, Volney WJA, Wayne A, Franklin JF (2012) Retention forestry to maintain multifunctional forests: a world perspective. *BioScience* 62(7):633–645. doi:10.1525/bio.2012.62.7.6
- Gustafsson L, Eriksson I (1995) Factors of importance for the epiphytic vegetation of aspen *Populus tremula* with special emphasis on bark chemistry and soil chemistry. *Journal of Applied Ecology* 32:412–424. doi:10.2307/2405107
- Gustafsson L, Hallingbäck T (1988) Bryophyte flora and vegetation of managed and virgin coniferous forest in South-West Sweden. *Biological Conservation* 44:283–300. doi:10.1016/0006-3207(88)90021-3
- Gyöngyössy P (2008) Gyantásország. Történeti adatok az őrségi erdők erdészeti és természetvédelmi értékeléséhez. Kerekerdő Alapítvány, Szombathely.
- Hakkenberg CR, Song C, Peet RK, White PS (2016) Forest structure as a predictor of tree species diversity in the North Carolina Piedmont. *Journal of Vegetation Science* 27:1151–1163. doi:10.1111/jvs.12451
- Hanula JL, Horn S, O'Brien JJ (2015) Have changing forests conditions contributed to pollinator decline in the southeastern United States? *Forest Ecology and Management* 348:142–152. doi:10.1016/j.foreco.2015.03.044
- Härdtle W (1995) On the theoretical concept of the potential natural vegetation and proposals for an up-to-date modification. *Folia Geobotanica and Phytotaxonomica* 30(3):263–276.
- Härdtle W, von Oheimb G, Westphal C (2003) The effects of light and soil conditions on the species richness of the ground vegetation of deciduous forests in northern Germany (Schleswig-Holstein). *Forest Ecology and Management* 182:327–338. doi:10.1016/S0378-1127(03)00091-4

- Hart SA, Chen HYH (2006) Understory vegetation dynamics of north American Boreal Forests. *Critical Reviews in Plant Sciences* 25:381–397. doi:10.1080/07352680600819286
- Hart SA, Chen HYH (2008) Fire, logging, and overstory affect understory abundance, diversity, and composition in boreal forest. *Ecological Monographs* 78(1):123–140. doi:10.1890/06-2140.1
- Hassink J, Bouwman LA, Zwart KB, Bloem J, Brussaard L (1993) Relationships between soil texture, physical protection of organic matter, soil biota, and C and N mineralization in grassland soils. *Geoderma* 57:105–128. doi:10.1016/0016-7061(93)90150-J
- Hättenschwiler S, Tiunov AV, Scheu S (2005) Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:191–218. doi:10.1146/annurev.ecolsys.36.112904.151932
- Hawkins BA, Field R, Cornell HV, Currie DJ, Guégan J-F, Kaufman DM, Kerr JT, Mittelbach GG, Oberdorff T, O'Brien EM, Porter EE, Turner JRG (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84:3105–3117. doi:10.1890/03-8006
- Hédli R, Kopecký M, Komárek J (2010) Half a century of succession in a temperate oakwood: from species-rich community to mesic forest. *Diversity and Distributions* 16:267–276. doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00637.x
- Heilmann-Clausen J, Aude E, Christensen M (2005) Cryptogam communities on decaying deciduous wood - does tree species diversity matter? *Biodiversity and Conservation* 14:2061–2078. doi:10.1007/s10531-004-4284-x
- Heinrichs S, Schmidt W (2009) Short-term effects of selection and clear cutting on the shrub and herb layer vegetation during the conversion of even-aged Norway spruce stands into mixed stands. *Forest Ecology and Management* 258:667–678. doi:10.1016/j.foreco.2009.04.037
- Heinrichs S, Schmidt W (2017) Biotic homogenization of herb layer composition between two contrasting beech forest communities on limestone over 50 years. *Applied Vegetation Science* 20(2): 271–281. doi:10.1111/avsc.12255
- Heithecker TD, Halpern CD (2006) Variation in microclimate associated with dispersed-retention harvests in coniferous forests of western Washington. *Forest Ecology and Management* 226:60–71. doi:10.1016/j.foreco.2006.01.024
- Helm N, Essl F, Mirtl M, Dirnböck T (2017) Multiple environmental changes drive forest floor vegetation in a temperate mountain forest. *Ecology and Evolution* 7(7):2155–2168. doi:10.1002/ece3.2801
- Hermý M, Honnay O, Firbank L, Grashof-Bokdam C, Lawesson JE (1999) An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation* 91:9–22. doi:10.1016/S0006-3207(99)00045-2
- Hermý M, Verheyen K (2007) Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecological Research* 22:361–371. doi:10.1007/s11284-007-0354-3

- Hofmeister J, Hošek J, Brabec M, Tenčík A (2016) Human-sensitive bryophytes retreat into the depth of forest fragments in central European landscape. *European Journal of Forest Research* 135(3):539–549. doi:10.1007/s10342-016-0953-z
- Hofmeister J, Hošek J, Holá E, Novozámská E (2015) Decline in bryophyte diversity in predominant types of central European managed forests. *Biodiversity and Conservation* 24:1391–1402. doi:10.1007/s10531-015-0863-2
- Hofmeister J, Hošek J, Modrý M, Roleček J (2009) The influence of light and nutrient availability on herb layer species richness in oak-dominated forests in central Bohemia. *Plant Ecology* 205:57–75. doi:10.1007/s11258-009-9598-z
- Hofmeister J, Oulehle F, Krám P, Hruška J (2008) Loss of nutrients due to litter raking compared to the effect of acidic deposition in two spruce stands, Czech Republic. *Biogeochemistry* 88:139–151. doi:10.1007/s10533-008-9201-z
- Horvat V, Heras P, García-Mijangos I, Biurrun I (2017) Intensive forest management affects bryophyte diversity in the western Pyrenean silver fir-beech forests. *Biological Conservation* 215:81–91. doi:10.1016/j.biocon.2017.09.007
- Humphrey JW, Davey S, Peace AJ, Ferris R, Harding K (2002) Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: the influence of site type, stand structure and deadwood. *Biological Conservation* 107:165–180. doi:10.1016/S0006-3207(02)00057-5
- Hutchinson TF, Boerner REJ, Iverson LR, Sutherland S, Kennedy Sutherland E (1999) Landscape patterns of understory composition and richness across a moisture and nitrogen mineralization gradient in Ohio (U.S.A.) *Quercus* forests. *Plant Ecology* 144:177–189. doi:10.1023/A:1009804020976
- Ikauniece S, Brūmelis G, Kasparinskis R, Nikodemus O, Straupe I, Zariņš J (2013) Effect of soil and canopy factors on vegetation of *Quercus robur* woodland in the boreonemoral zone: A plant-trait based approach. *Forest Ecology and Management* 295:43–50. doi:10.1016/j.foreco.2013.01.019
- Ineson P, McTieran K (1992) Decomposition of foliar litter mixtures: A microcosm experiment. In: Teller A, Mathy P, Jeffers JNR (szerk.) *Responses of Forest Ecosystems to Environmental Changes*, pp 703–706. Elsevier, London
- Ingerpuu N, Liira J, Pärtel M (2005) Vascular plants facilitated bryophytes in a grassland experiment. *Plant Ecology* 180:69–75. doi 10.1007/s11258-005-2508-0
- Jacob M, Viedenz K, Polle A, Thomas FM (2010) Leaf litter decomposition in temperate deciduous forest stands with a decreasing fraction of beech (*Fagus sylvatica*). *Oecologia* 164(4):1083–1094. doi:10.1007/s00442-010-1699-9
- Jalonen J, Vanha-Majamaa I (2001) Immediate effects of four different felling methods on mature boreal spruce forest understorey vegetation in southern Finland. *Forest Ecology and Management* 146:25–34. doi:10.1016/S0378-1127(00)00446-1
- Jamoneau A, Sonnier G, Chabrierie O, Closset-Kopp D, Saguez R, Gallet-Moron E, Decocq G (2011) Drivers of plant species assemblages in forest patches among contrasted dynamic agricultural landscapes. *Journal of Ecology* 99:1152–1161. doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01840.x

- Jobbágy EG, Jackson RB (2000) The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications* 10: 423–436. doi:10.1890/1051-0761(2000)010[0423:TVDOSO]2.0.CO;2
- Johann F, Schaich H (2016) Land ownership affects diversity and abundance of tree microhabitats in deciduous temperate forests. *Forest Ecology and Management* 380:70–81. doi:10.1016/j.foreco.2016.08.037
- Jonsson BG, Esseen P-A (1990) Treefall disturbance maintains high bryophyte diversity in a boreal spruce forest. *Journal of Ecology* 78:924–936. doi:10.2307/2260943
- Jonsson M, Kardol P, Gundale MJ, Bansal S, Nilsson M-C, Metcalfe DB, Wardle DA (2015) Direct and indirect drivers of moss community structure, function, and associated microfauna across a successional gradient. *Ecosystems* 18(1):154–169. doi:10.1007/s10021-014-9819-8
- Kaplan JO, Krumhardt KM, Zimmermann N (2009) The prehistoric and preindustrial deforestation of Europe. *Quaternary Science Reviews* 28:3016–3034. doi:10.1016/j.quascirev.2009.09.028
- Kappes H, Catalano C, Topp W (2007) Coarse woody debris ameliorates chemical and biotic soil parameters of acidified broad-leaved forests. *Applied Soil Ecology* 36:190–198. doi:10.1016/j.apsoil.2007.02.003
- Karger DN, Kluge J, Abrahamczyk S, Salazar L, Homeier J, Lehnert M, Amoroso VB, Kessler M (2012) Bryophyte cover on trees as proxy for air humidity in the tropics. *Ecological Indicators* 20:277–281. doi:10.1016/j.ecolind.2012.02.026
- Kelemen K, Kriván A, Standovár T (2014) Effects of land-use history and current management on ancient woodland herbs in Western Hungary. *Journal of Vegetation Science* 25:172–183. doi:10.1111/jvs.12046
- Kenderes K, Standovár T (2003) The impact of forest management on forest floor vegetation evaluated by species traits. *Community Ecology* 4(1):51–62. doi:10.1556/ComEc.4.2003.1.8
- Keresztes Gy, Meggyesfalvi I (szerk.) (2006) Szálalás és természetközeli erdőgazdálkodás. HM Budapesti Erdőgazdaság Zrt. Budapest.
- Kimmerer RW (2005) Patterns of dispersal and establishment of bryophytes colonizing natural and experimental treefall mounds in northern hardwood forests. *Bryologist* 108:391–401.
- Király I, Nascimbene J, Tinya F, Ódor P (2013) Factors influencing epiphytic bryophyte and lichen species richness at different spatial scales in managed temperate forests. *Biodiversity and Conservation* 22:209–223. doi:10.1007/s10531-012-0415-y
- Király I, Ódor P (2010) The effect of stand structure and tree species composition on epiphytic bryophytes in mixed deciduous–coniferous forests of Western Hungary. *Biological Conservation* 143:2063–2069. doi:10.1016/j.biocon.2010.05.014
- Köchy M, Bråkenhielm S (2008) Separation of effects of moderate N deposition from natural change in ground vegetation of forests and bogs. *Forest Ecology and Management* 255:1654–1663. doi:10.1016/j.foreco.2007.11.039

- Kopecký M, Hédli R, Szabó P (2013) Non-random extinctions dominate plant community changes in abandoned coppices. *Journal of Applied Ecology* 50:79–87. doi:10.1111/1365-2664.12010
- Kovács B, Tinya F, Ódor P (2017) Stand structural drivers of microclimate in mature temperate mixed forests. *Agricultural and Forest Meteorology* 234–235:11–21. doi:10.1016/j.agrformet.2016.11.268
- Kruys N, Fries C, Jonsson BG, Lämäs T, Ståhl G (1999) Wood inhabiting cryptogams on dead norway spruce (*Picea abies*) trees in managed Swedish boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research* 29:178–186. doi:10.1139/x98-191
- Kubašek J, Hájek T, Glime JM (2014) Bryophyte photosynthesis in sunflecks: greater relative induction rate than in tracheophytes. *Journal of Bryology* 36:2. doi:10.1179/1743282014Y.0000000096
- Kunttu P, Junninen K, Kouki J (2015) Dead wood as an indicator of forest naturalness: a comparison of methods. *Forest Ecology and Management* 353:30–40. doi:10.1016/j.foreco.2015.05.017
- Kurek P, Cykowska-Marzencka B (2016) Badger *Meles meles* setts and bryophyte diversity: A newly found role for the game animal in European temperate forests. *Forest Ecology and Management* 372:199–205. doi:10.1016/j.foreco.2016.04.021
- Kutszegi G, Siller I, Dima B, Takács K, Merényi Zs, Varga T, Turcsányi G, Bidló A, Ódor P (2015) Drivers of macrofungal species composition in temperate forests, West Hungary: functional groups compared. *Fungal Ecology* 17:69–83. doi:10.1016/j.funeco.2015.05.009
- Lamloom SH, Savidge RA (2003) A reassessment of carbon content in wood: variation within and between 41 North American species. *Biomass and Bioenergy* 25(4):381–388. doi:10.1016/S0961-9534(03)00033-3
- Légaré S, Paré D, Bergeron Y (2005) Influence of aspen on forest floor properties in black spruce-dominated stands. *Plant and Soil* 275:207–220. doi:10.1007/s11104-005-1482-6
- Lemmon PE (1957) A new instrument for measuring forest overstory density. *Journal of Forestry* 55:667–668.
- Lengyelne Király I (2014) Az őrségi erdők kéreglakó moha- és zuzmóközösségét befolyásoló környezeti tényezők különböző térléptékű vizsgálata és a kéreglakó mohagyeppek vegetáció-dinamikai folyamatainak kísérletes elemzése. Doktori értekezés. Eötvös Loránd Tudományegyetem, Budapest.
- Lesica P, McCune B, Cooper SV, Hong WS (1991) Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swan Valley, Montana. *Canadian Journal of Botany*:1745–1755. doi:10.1139/b91-222
- Leuschner C, Lenzion J (2009) Air humidity, soil moisture and soil chemistry as determinants of the herb layer composition in European beech forests. *Journal of Vegetation Science* 20:288–298. doi:10.1111/j.1654-1103.2009.05641.x
- LI-COR Inc (1992a) LAI-2000 plant canopy analyzer instruction manual. LI-COR Inc., Lincoln
- LI-COR Inc (1992b) 2000-90 Support software for the LAI-2000 plant canopy analyzer. LI-COR Inc., Lincoln

- Lindenmayer DB, Franklin JF, Löhmus A, Baker SC, Bauhus J, Beese W, Brodie A, Kiehl B, Kouki J, Martínez Pastur G, Messier C, Neyland M, Palik B, Sverdrup-Thygeson A, Volney J, Wayne A, Gustafsson L (2012) A major shift to the retention approach for forestry can help resolve some global forest sustainability issues. *Conservation Letters* 5:421–431. doi:10.1111/j.1755-263X.2012.00257.x
- Lindo Z, Gonzalez A (2010) The bryosphere: An integral and influential component of the Earth's biosphere. *Ecosystems* 13:612–627. doi:10.1007/s10021-010-9336-3
- Löbel S, Snäll T, Rydin H (2006) Species richness patterns and metapopulation processes - evidence from epiphyte communities in boreo-nemoral forests. *Ecography* 29:169–182. doi:10.1111/j.2006.0906-7590.04348.x
- Lochhead KD, Comeau PG (2012) Relationships between forest structure, understorey light and regeneration in complex Douglas-fir dominated stands in south-eastern British Columbia. *Forest Ecology and Management* 284:12–22. doi:10.1016/j.foreco.2012.07.029
- Löhmus A, Löhmus P, Vellak K (2007) Substratum diversity explains landscape-scale co-variation in the species-richness of bryophytes and lichens. *Biological Conservation* 135:405–414. doi:10.1016/j.biocon.2006.10.015
- Macdonald SE, Fenniak TE (2007) Understory plant communities of boreal mixedwood forests in western Canada: Natural patterns and response to variable-retention harvesting. *Forest Ecology and Management* 242:34–48. doi:10.1016/j.foreco.2007.01.029
- Magurran AE (2004) *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Marcos JA, Marcos E, Taboada A, Tárrega R (2007) Comparison of community structure and soil characteristics in different aged *Pinus sylvestris* plantations and a natural pine forest. *Forest Ecology and Management* 247:35–42. doi:10.1016/j.foreco.2007.04.022
- Marschall M, Proctor MCF (2004) Are bryophytes shade plants? Photosynthetic light responses and proportions of chlorophyll *a*, chlorophyll *b* and total carotenoids. *Annals of Botany* 94:593–603. doi:10.1093/aob/mch178
- Martínez Pastur GJ, Cellini JM, Lencinas MV, Barrera M, Peri PL (2011) Environmental variables influencing regeneration of *Nothofagus pumilio* in a system with combined aggregated and dispersed retention. *Forest Ecology and Management* 261:178–186. doi:10.1016/j.foreco.2010.10.002
- Matthews JD (1991) *Silvicultural Systems*. Oxford University Press, Oxford
- McGee GG, Kimmerer RW (2002) Forest age and management effects on epiphytic bryophyte communities in Adirondack northern hardwood forests, New York, U.S.A. *Canadian Journal of Forest Research* 32:1562–1576. doi:10.1139/x02-083
- McIntosh AC, Macdonald SE, Quideau SA (2016) Understory plant community composition is associated with fine-scale above- and below-ground resource heterogeneity in mature lodgepole pine (*Pinus contorta*) forests. *PLoS One* 11(3):e0151436. doi:10.1371/journal.pone.0151436
- McRoberts RE, Winter S, Chirici G, LaPoint E (2012) Assessing forest naturalness. *Forest Science* 58(3):294–309. doi 10.5849/forsci.10-075

- Mills SE, Macdonald SE (2005) Factors influencing bryophyte assemblage at different scales in the Western Canadian boreal forest. *The Bryologist* 108:86–100.
- Moora M, Daniell T, Kalle H, Liira J, Pussa K, Roosalu E, Opik M, Wheatley R, Zobel M (2007) Spatial pattern and species richness of boreonemoral forest understorey and its determinants – A comparison of differently managed forests. *Forest Ecology and Management* 250:64–70. doi:10.1016/j.foreco.2007.03.010
- Morecroft MD, Taylor ME, Oliver HR (1998) Air and soil microclimates of deciduous woodland compared to an open site. *Agricultural and Forest Meteorology* 90:141–156. doi:10.1016/S0168-1923(97)00070-1
- Mölder A, Bernhardt-Römermann M, Schmidt W (2008) Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech? *Forest Ecology and Management* 256:272–281. doi:10.1016/j.foreco.2008.04.012
- Mölder A, Schmidt M, Engel F, Schönfelder E, Schulz F (2015) Bryophytes as indicators of ancient woodlands in Schleswig-Holstein (Northern Germany). *Ecological Indicators* 54:12–30. doi:10.1016/j.ecolind.2015.01.044
- Mölder A, Streit M, Schmidt W (2014) When beech strikes back: How strict nature conservation reduces herb-layer diversity and productivity in Central European deciduous forests. *Forest Ecology and Management* 319:51–61. doi:10.1016/j.foreco.2014.01.049
- Möls T, Vellak K, Vellak A, Ingerpuu N (2013) Global gradients in moss and vascular plant diversity. *Biodiversity and Conservation* 22:1537–1551. doi:10.1007/s10531-013-0492-6
- Muller RN (2014) Nutrient relation of the herbaceous layer in deciduous forest ecosystems. In: Gilliam FS (szerk.) *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*. Oxford University Press, New York, pp 13–34
- Müller J, Boch S, Blaser S, Fischer M, Prati D (2015) Effects of forest management on bryophyte communities on deadwood. *Nova Hedwigia* 100(3–4):423–438. doi:10.1127/nova_hedwigia/2015/0242
- Naqinezhad A, Zare-Maivan H, Gholizadeh H, Hodgson JG (2013) Understorey vegetation as an indicator of soil characteristics in the Hyrcanian area, N. Iran. *Flora* 208:3–12. doi:10.1016/j.flora.2012.12.002
- Nascimbene J, Marini L, Ódor P (2012) Drivers of lichen species richness at multiple spatial scales in temperate forests. *Plant Ecology and Diversity* 5:355–363. doi:10.1080/17550874.2012.735715
- Neufeld HS, Young DR (2014) Ecophysiology of the herbaceous layer in temperate deciduous forests. In: Gilliam FS (szerk.) *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*. Oxford University Press, New York, pp 35–95.
- Nilsson M-C, Wardle DA (2005) Understorey vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3:421–428. doi:10.1890/1540-9295(2005)003[0421:UVAAFE]2.0.CO;2
- Nordén B, Dahlberg A, Brandrud TE, Fritz Ö, Ejrnæs R, Ovaskainen O (2014) Effects of ecological continuity on species richness and composition in forests and woodlands: A review. *Ecoscience* 21(1):34–45. doi:10.2980/21-1-3667

- Nordén B, Götmark F, Tönnberg M, Ryberg M (2004a) Dead wood in semi-natural temperate broadleaved woodland: contribution of coarse and fine dead wood, attached dead wood and stumps. *Forest Ecology and Management* 194:235–248. doi:10.1016/j.foreco.2004.02.043
- Nordén B, Ryberg M, Götmark F, Olausson B (2004b) Relative importance of coarse and fine woody debris for the diversity of wood-inhabiting fungi in temperate broadleaf forests. *Biological Conservation* 117:1–10. doi:10.1016/S0006-3207(03)00235-0
- Ódor P (2014) A korhadó faanyag szerepe az erdei növények biodiverzitásában. In Csóka Gy, Lakatos F (szerk.) *A holtfa*. *Silva Naturalis* 4, pp 153–168.
- Ódor P (2016) A biodiverzitást meghatározó környezeti változók vizsgálata őrségi erdőkben. MTA doktori értekezés, Vácrátót.
- Ódor P, Heilmann-Clausen J, Christensen M, Aude E, van Dort KW, Piltaver A, Siller I, Veerkamp MT, Walley R, Standovár T, van Hees AFM, Kosec J, Matocec N, Kraigher H, Grebenc T (2006) Diversity of dead wood inhabiting fungi and bryophytes in semi-natural beech forests in Europe. *Biological Conservation* 131:58–71. doi:10.1016/j.biocon.2006.02.004
- Ódor P, Király I, Tinya F, Bortignon F, Nascimbene J (2013) Patterns and drivers of species composition of epiphytic bryophytes and lichens in managed temperate forests. *Forest Ecology and Management* 306:256–265. doi:10.1016/j.foreco.2013.07.001
- Ódor P, Standovár T (2001) Richness of bryophyte vegetation in a near-natural and managed beech stands. The effects of management-induced differences in dead wood. *Ecological Bulletins* 49:219–229.
- Ódor P, Standovár T (2002) Substrate specificity and community structure of bryophyte vegetation in a near-natural montane beech forest. *Community Ecology* 3:39–49. doi:10.1556/ComEc.3.2002.1.5
- Ódor P, van Hees AFM (2004) Preferences of dead wood inhabiting bryophytes for decay stage, log size and habitat types in Hungarian beech forests. *Journal of Bryology* 26:79–95. doi:10.1179/037366804225021038
- Ogée J, Brunet Y (2002) A forest floor model for heat and moisture including a litter layer. *Journal of Hydrology* 255:212–233. doi:10.1016/S0022-1694(01)00515-7
- Oldén A, Ovaskainen O, Kotiaho JS, Laaka-Lindberg S, Halme P (2014) Bryophyte species richness on retention aspens recovers in time but community structure does not. *PLoS ONE* 9(4): e93786. doi:10.1371/journal.pone.0093786
- Paal J, Turb M, Köster T, Rajandu E, Liira J (2011) Forest land-use history affects the species composition and soil properties of old-aged hillock forests in Estonia. *Journal of Forest Research* 16:244–252. doi:10.1007/s10310-011-0258-5
- Paillet Y, Berges L, Hjalten J, Odor P, Avon C, Bernhardt-Romermann M, Bijlsma R-J, De Bruyn L, Fuhr M, Grandin U, Kanka R, Lundin L, Luque S, Magura T, Matesanz S, Meszaros I, Sebastia M.-T, Schmidt W, Standovar T, Tothmeresz B, Uotila A, Valladares F, Vellak K, Virtanen R (2010) Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: metaanalysis of species richness in Europe. *Conservation Biology* 24:101–112. doi:10.1111/j.1523-1739.2009.01399.x

- Pastor J, Aber JD, McClaugherty CA, Melillo JM (1984) Aboveground production and N and P cycling along a nitrogen mineralization gradient on Blackhawk Island, Wisconsin. *Ecology* 65(1):256–268. doi:10.2307/1939478
- Pearcy RW, Krall JP, Sassenrath-Cole GF (1996) Photosynthesis in fluctuating light environments. In: Baker NR (szerk.) (1996) *Photosynthesis and the Environment*. Springer Netherlands, pp 321–346.
- Plue J, Van Gils B, De Schrijver A, Peppeler-Lisbach C, Verheyen K, Hermy M (2013) Forest herb layer response to long-term light deficit along a forest developmental series. *Acta Oecologica* 53:63–72. doi:10.1016/j.actao.2013.09.005
- Podani J (1997) Bevezetés a többváltozós biológiai adatfeldolgozás rejtelmeibe. Scientia Kiadó, Budapest.
- Ponge J-F, Chevalier R (2006) Humus Index as an indicator of forest stand and soil properties. *Forest Ecology and Management* 233:165–175. doi:10.1016/j.foreco.2006.06.022
- Prescott CE, Zabek LM, Staley CL, Kabzems R (2000) Decomposition of broadleaf and needle litter in forests of British Columbia: influences of litter type, forest type, and litter mixtures. *Canadian Journal of Forest Research* 30:1742–1750. doi:10.1139/x00-097
- Priego-Santander AG, Campos M, Bocco G, Ramírez-Sánchez LG (2013) Relationship between landscape heterogeneity and plant species richness on the Mexican Pacific coast. *Applied Geography* 40:171–178. doi:10.1016/j.apgeog.2013.02.013
- R Development Core Team (2011) R. 2.14.0. A language and environment. <www.rproject.org>
- Rambo TR, Muir PS (1998) Bryophyte species association with coarse woody debris and stand ages in Oregon. *The Bryologist* 101:366–376. doi:10.2307/3244175
- Ren H, Ma G, Zhang Q, Guo Q, Wang J, Wang Z (2010) Moss is a key nurse plant for reintroduction of the endangered herb, *Primulina tabacum* Hance. *Plant Ecology* 209:313–320. doi:10.1007/s11258-010-9754-5
- Rincon E (1988) The effect of herbaceous litter on bryophyte growth. *Journal of Bryology* 15(1):209–217. doi:10.1179/jbr.1988.15.1.209
- Robin V, Talon B, Nelle O (2013) Pedoanthracological contribution to forest naturalness assessment. *Quaternary International* 289:5–15. doi:10.1016/j.quaint.2012.02.023
- Rodríguez-Calcerrada J, Nanos N, del Rey MC, López de Heredia U, Escribano R, Gil L (2011) Small-scale variation of vegetation in a mixed forest understory is partly controlled by the effect of overstory composition on litter accumulation. *Journal of Forest Research* 16:473–483. doi:10.1007/s10310-010-0237-2
- Rose F (1992) Temperate forest management: its effect on bryophyte and lichen floras and habitats. In: Bates JW, Farmer AM (szerk.) *Bryophytes and Lichens in a Changing Environment*, Clarendon Press, Oxford
- Rosenvald R, Lohmus A (2008) For what, when, and where is green-tree retention better than clear-cutting? A review of the biodiversity aspects. *Forest Ecology and Management* 255:1–15. doi:10.1016/j.foreco.2007.09.016
- Rydgren K, De Kroon H, Økland RH, van Groenendaal J (2001) Effects of fine scale disturbances on the demography and population dynamics of the clonal moss

- Hylocomium splendens*. Journal of Ecology 89:395–404. doi:10.1046/j.1365-2745.2001.00552.x
- Sabatini FM, Burrascano S, Azzella MM, Barbati A, De Paulis S, Di Santo D, Facioni L, Giuliarelli D, Lombardi F, Maggi O, Mattioli W, Parisi F, Persiani A, Ravera S, Blasi C (2016) One taxon does not fit all: Herb-layer diversity and stand structural complexity are weak predictors of biodiversity in *Fagus sylvatica* forests. Ecological Indicators 69:126–137. doi:10.1016/j.ecolind.2016.04.012
- Sabatini FM, Burrascano S, Tuomisto H, Blasi C (2014a) Ground layer plant species turnover and beta diversity in Southern-European old-growth forests. PLoS ONE 9(4):e95244. doi:10.1371/journal.pone.0095244
- Sabatini FM, Jiménez-Alfaro B, Burrascano S, Blasi C (2014b) Drivers of herb-layer species diversity in two unmanaged temperate forests in northern Spain. Community Ecology 15(2):147–157. doi:10.1556/ComEc.15.2014.2.3
- Santaniello F, Djupström LB, Ranius T, Weslien J, Rudolphi J, Thor G (2017) Large proportion of wood dependent lichens in boreal pine forest are confined to old hard wood. Biodiversity and Conservation 26(6):1295–1310. doi:10.1007/s10531-017-1301-4
- Sayer EJ (2005) Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. Biological Reviews 80:1–31. doi:10.1017/S1464793105006846
- Schaich H, Plieninger T (2013) Land ownership drives stand structure and carbon storage of deciduous temperate forests. For Ecol Manag 305:146–157. doi:10.1016/j.foreco.2013.05.013
- Schimpf DJ, Danz NP (1999) Light passage through leaf litter: Variation among northern hardwood trees. Agricultural and Forest Meteorology 97(2):103–111. doi:10.1016/S0168-1923(99)00064-7
- Schmalholz M, Granath G (2014) Effects of microhabitat and growth form on bryophyte mortality associated with leaf litter burial in a boreal spruce forest. Journal of Vegetation Science 25:439–446. doi:10.1111/jvs.12093
- Schmidt M, Mölder A, Schönfelder E, Engel F, Schmiedel I, Culmsee H (2014) Determining ancient woodland indicator plants for practical use: A new approach developed in northwest Germany. Forest Ecology and Management 330:228–239. doi:10.1016/j.foreco.2014.06.043
- Schröder JJ, Schulte RPO, Creamer RE, Delgado A, van Leeuwen J, Lehtinen T, Rutgers M, Spiegel H, Staes J, Tóth G, Wall DP (2016) The elusive role of soil quality in nutrient cycling: a review. Soil Use and Management, 32:476–486. doi:10.1111/sum.12288
- Schulp CJE, Nabuurs G-J, Verburg PH, de Waal RW (2008) Effect of tree species on carbon stocks in forest floor and mineral soil and implications for soil carbon inventories. Forest Ecology and Management 256:482–490. doi:10.1016/j.foreco.2008.05.007
- Silva Pedro M, Rammer W, Seidl R (2017) Disentangling the effects of compositional and structural diversity on forest productivity. Journal of Vegetation Science 28:649–658. doi:10.1111/jvs.12505
- Simon T (1992) A magyarországi edényes flóra határozója. Tankönyvkiadó, Budapest, 892 pp

- Slezák M, Axmanová I (2016) Patterns of plant species richness and composition in deciduous oak forests in relation to environmental drivers. *Community Ecology* 17(1):61–70 doi:0.1556/168.2016.17.1.8
- Small CJ, McCarthy BC (2005) Relationship of understory diversity to soil nitrogen, topographic variation, and stand age in an eastern oak forest, USA. *Forest Ecology and Management* 217:229–243. doi:10.1016/j.foreco.2005.06.004
- Smith RJ, Benavides JC, Jovan S, Amacher M, McCune B (2015) A rapid method for landscape assessment of carbon storage and ecosystem function in moss and lichen ground layers. *The Bryologist* 118(1):032–0345. doi:10.1639/0007-2745-118.1.032
- Snäll T, Riberiro PJ, Rydin H (2003) Spatial occurrence and colonisations in patch-tracking metapopulations: local conditions versus dispersal. *Oikos* 103:566–578.
- Sopp L, Kolozs L (2000) *Fatömegszámítási táblázatok*. Állami Erdészeti Szolgálat, Budapest.
- Spitale D (2017): Forest and substrate type drive bryophyte distribution in the Alps. *Journal of Bryology* 39:128–140. doi:10.1080/03736687.2016.1274090
- Standovár T, Kenderes K (2003) A review of information on natural stand dynamics in European beech forests. *Applied Ecology and Environmental Research* 1:19–46.
- Standovár T, Ódor P, Aszalós R, Gálhidy L (2006) Sensitivity of ground layer vegetation diversity descriptors in indicating forest naturalness. *Community Ecology* 7(2):199–209. doi:10.1556/ComEc.7.2006.2.7
- Standovár T, Primack RB (2001) *A természetvédelmi biológia alapjai*. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.
- Startsev N, Lieffers VJ, Landhäuser SM (2008) Effects of leaf litter on the growth of boreal feather mosses: Implication for forest floor development. *Journal of Vegetation Science* 19:253–260. doi:10.3170/2008-8-18367
- Stehn SE, Webster CR, Glime JM, Jenkins MA (2010) Elevational gradients of bryophyte diversity, life forms, and community assemblage in the southern Appalachian Mountains. *Canadian Journal of Forest Research* 40:2164–2174. doi:10.1139/X10-156
- Strandberg B, Kristiansen SM, Tybirk K (2005) Dynamic oak-scrub to forest succession: Effects of management on understorey vegetation, humus forms and soils. *Forest Ecology and Management* 211:318–328. doi:10.1016/j.foreco.2005.02.051
- Strona G, Mauri A, Veech JA, Seufert G, San-Miguel Ayanz J, Fattorini S (2016) Far from naturalness: how much does spatial ecological structure of European tree assemblages depart from potential natural vegetation? *PLoS ONE* 11(12):e0165178. doi:10.1371/journal.pone.0165178
- Szövényi P, Hock Zs, Tóth Z (2004) Phorophyte preferences of epiphytic bryophytes in a stream valley in the Carpathian Basin. *Journal of Bryology* 26:137–146. doi:10.1179/037366804225021092
- Táborská M, Přivětivý T, Vrška T, Ódor P (2015) Bryophytes associated with two tree species and different stages of decay in a natural fir-beech mixed forest in the Czech Republic. *Preslia* 87:387–401.

- Tárrega R, Calvo L, Marcos E, Taboada A (2007) Comparison of understory plant community composition and soil characteristics in *Quercus pyrenaica* stands with different human uses. *Forest Ecology and Management* 241:235–242. doi:10.1016/j.foreco.2007.01.011
- ter Braak CJF, Smilauer P (2002) Canoco 4.5. Biometris, Wageningen and Ceske Budejovice.
- Thomaes A, De Keersmaecker L, Van Calster H, De Schrijver A, Vandekerckhove K, Verstraeten G, Verheyen K (2012) Diverging effects of two contrasting tree species on soil and herb layer development in a chronosequence of post-agricultural forest. *Forest Ecology and Management* 278:90–100. doi:10.1016/j.foreco.2012.04.026
- Thomas SC, Liguori DA, Halpern CB (2001) Corticolous bryophytes in managed Douglas-fir forests: habitat differentiation and responses to thinning and fertilization. *Canadian Journal of Botany* 79(8):886–896. doi:10.1139/b01-066
- Tímár G, Ódor P, Bodoncz L (2002) Az Őrség és a Vendvidék erdeinek jellemzése. *Kanitzia* 10:109–136
- Tinya F, Márialigeti S, Király I, Németh B, Ódor P (2009a) The effect of light conditions on herbs, bryophytes and seedlings of temperate mixed forests in Őrség, Western Hungary. *Plant Ecology* 204:69–81. doi:10.1007/s11258-008-9566-z
- Tinya F, Mihók B, Márialigeti S, Mag Zs, Ódor P (2009b). A comparison of three indirect methods for estimating understory light at different spatial scales in temperate mixed forests. *Community Ecology* 10(1):81–90. doi:10.1556/ComEc.10.2009.1.10
- Tinya F, Ódor P (2016) Congruence of the spatial pattern of light and understory vegetation in an old-growth, temperate mixed forest. *Forest Ecology and Management* 381:84–92. doi:10.1016/j.foreco.2016.09.027
- Tonteri T, Salemaa M, Rautio P, Hallikainen V, Korpela L, Merilä P (2016) Forest management regulates temporal change in the cover of boreal plant species. *Forest Ecology and Management* 381:115–124. doi:10.1016/j.foreco.2016.09.015
- Tóth V (2010) Korhadó fatörzsek szerepe az erdők természetes felújulásában. *Természetvédelmi Közlemények* 16:51–63
- Turetsky MR (2003) The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling. *The Bryologist* 106(3):395–409. doi:10.1639/05
- Tyler G (1989) Interacting effects of soil acidity and canopy cover on the species composition of field-layer vegetation in oak/hornbeam forests. *Forest Ecology and Management* 28:101–114. doi:10.1016/0378-1127(89)90063-7
- Ujházy K, Hederová L, Mális F, Ujházyová M, Bosela M, Čiliak M (2017) Overstory dynamics controls plant diversity in age-class temperate forests. *Forest Ecology and Management* 391:96–105. doi:10.1016/j.foreco.2017.02.010
- Valladares F, Laanisto L, Niinemets Ü, Zavala MA (2016) Shedding light on shade: ecological perspectives of understory plant life. *Plant Ecology and Diversity* 9(3):237–251. doi:10.1080/17550874.2016.1210262
- Van Calster H, Baeten L, De Schrijver A, De Keersmaecker L, Rogister JE, Verheyen K, Hermy M (2007) Management driven changes (1967–2005) in soil acidity and the understorey plant community following conversion of a coppice-with-standards forest. *Forest Ecology and Management* 241:258–271. doi:10.1016/j.foreco.2007.01.007

- Van Couwenberghe R, Collet C, Lacombe E, Gégout JC (2011) Abundance response of western European forest species along canopy openness and soil pH gradients. *Forest Ecology and Management* 262:1483–1490. doi:10.1016/j.foreco.2011.06.049
- van der Plas F, Manning P, Soliveres S, Allan E, Scherer-Lorenzen M, Verheyen K, Wirth C, Zavala MA, Ampoorter E, Baeten L, Barbaro L, Bauhus J, Benavides R, Benneter A, Bonal D, Bouriaud O, Bruelheide H, Bussotti F, Carnol M, Castagneyrol B, Charbonnier Y, Coomes DA, Coppi A, Bestias CC, Dawud SM, De Wandeler H, Domisch T, Finér L, Gessler A, Granier A, Grossiord C, Guyot V, Hättenschwiler S, Jactel H, Jaroszewicz B, Joly F-X, Jucker T, Koricheva J, Milligan H, Mueller S, Muys B, Nguyen D, Pollastrini M, Ratcliffe S, Raulund-Rasmussen K, Selvio F, Stenlid J, Valladares F, Vesterdal L, Zielinski D, Fischer M (2016) Biotic homogenization can decrease landscape-scale forest multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 113(13):3557–62. doi:10.1073/pnas.1517903113
- van der Wal R, Pearce ISK, Brooker RW (2005) Mosses and the struggle for light in a nitrogen-polluted world. *Oecologia* 142:159–168. doi:10.1007/s00442-004-1706-0
- Vanha-Majamaa I, Lilja S, Ryoma R, Kotiaho JS, Laaka-Lindberg S, Lindberg H, Puttonen P, Tamminen P, Toivanen T, Kuuluvainen T (2007) Rehabilitating boreal forest structure and species composition in Finland through logging, dead wood creation and fire: The EVO experiment. *Forest Ecology and Management* 250:77–88. doi:10.1016/j.foreco.2007.03.012
- Vellak K, Ingerpuu N (2005) Management effects on bryophytes in Estonian forests. *Biodiversity and Conservation* 14:3255–3263. doi:10.1007/s10531-004-0445-1
- Verheyen K, Baeten L, De Frenne P, Bernhardt-Römermann M, Brunet J, Cornelis J, Decocq G, Dierschke H, Eriksson O, Hédrl R, Heinken T, Hermy M, Hommel P, Kirby K, Naaf T, Peterken G, Petřík P, Pfadenhauer J, Van Calster H, Walther G-R, Wulf M, Verstraeten G (2012) Driving factors behind the eutrophication signal in understorey plant communities of deciduous temperate forests. *Journal of Ecology* 100:352–365. doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01928.x
- Verheyen K, Guntenspergen GR, Biesbrouck B, Hermy M (2003) An integrated analysis of the effects of past land use on forest herb colonization at the landscape scale. *Journal of Ecology* 91:731–742. doi:10.1046/j.1365-2745.2003.00807.x
- Vesterdal L, Clarke N, Sigurdsson BD, Gundersen P (2013) Do tree species influence soil carbon stocks in temperate and boreal forests? *Forest Ecology and Management* 309:4–18. doi:10.1016/j.foreco.2013.01.017
- Vild O, Kalwij JM, Hédrl R (2015) Effects of simulated historical tree litter raking on the understorey vegetation in a central European forest. *Applied Vegetation Science* 18(4):569–578. doi 10.1111/avsc.12180
- Vild O, Roleček J, Hédrl R, Kopecký M, Utinek D (2013) Experimental restoration of coppice-with-standards: Response of understorey vegetation from the conservation perspective. *Forest Ecology and Management* 310:234–241. doi:10.1016/j.foreco.2013.07.056
- Vinter T, Dinnétz P, Danzer U, Lehtilä K (2016) The relationship between landscape configuration and plant species richness in forests is dependent on habitat preferences of species. *European Journal of Forest Research* 135:1071–1082. doi:10.1007/s10342-016-0994-3

- Virtanen R, Johnston AE, Crawley MJ, Edwards GR (2000) Bryophyte biomass and species richness on the Park Grass Experiment, Rothamsted, UK. *Plant Ecology* 151:129–141. doi:10.1023/A:1026533418357
- Vockenhuber EA, Scherber C, Langenbruch C, Meißner M, Seidel D, Tschardt T (2011) Tree diversity and environmental context predict herb species richness and cover in Germany's largest connected deciduous forest. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13:111–119. doi:10.1016/j.ppees.2011.02.004
- von Arx G, Dobbertin M, Rebetez M (2012) Spatio-temporal effects of forest canopy on understory microclimate in a long-term experiment in Switzerland. *Agricultural and Forest Meteorology* 166–167:144–155. doi:10.1016/j.agrformet.2012.07.018
- von Arx G, Graf Pannatier E, Thimonier A, Rebetez M (2013) Microclimate in forests with varying leaf area index and soil moisture: potential implications for seedling establishment in a changing climate. *Journal of Ecology* 101:1201–1213. doi:10.1111/1365-2745.12121
- von Oheimb G, Friedel A, Bertsch A, Härdtle W (2007a) The effects of windthrow on plant species richness in a Central European beech forest. *Plant Ecology* 191:47–65. doi:10.1007/s11258-006-9213-5
- von Oheimb G, Härdtle W (2009) Selection harvest in temperate deciduous forests: impact in herb layer richness and composition. *Biodiversity and Conservation* 18:271–287. doi:10.1007/s10531-008-9475-4
- von Oheimb G, Westphal C, Härdtle W (2007b) Diversity and spatio-temporal dynamics of dead wood in a temperate near-natural beech forest (*Fagus sylvatica*). *European Journal of Forest Research* 126:359–370. doi:10.1007/s10342-006-0152-4
- von Oheimb G, Westphal C, Tempel H, Härdtle W (2005) Structural pattern of a near-natural beech forest (*Fagus sylvatica*) (Serrahn, North-east Germany). *Forest Ecology and Management* 212:253–263. doi:10.1016/j.foreco.2005.03.033
- Vukov D, Galić Z, Rućando M, Ilić M, Ćuk M, Igić D, Igić R, Orlović S (2016) Effects of natural broadleaved regeneration vs conifer restoration on the herb layer and microclimate. *Archives of Biological Sciences* 68(3):483–493. doi:10.2298/ABS150727037V
- Wang F, Zou B, Li H, Li Z (2014) The effect of understory removal on microclimate and soil properties in two subtropical lumber plantations. *Journal of Forest Research* 19(1):238–243. doi:10.1007/s10310-013-0395-0
- Wayman RB, North M (2007) Initial response of mixed-conifer understory plant community to burning and thinning restoration treatments. *Forest Ecology and Management* 239:32–44. doi:10.1016/j.foreco.2006.11.011
- Weibull H, Rydin H (2005) Bryophyte species richness on boulders: relationship to area, habitat diversity and canopy tree species. *Biological Conservation* 122:71–79. doi:10.1016/j.biocon.2004.07.001
- Wilson JA, Coxson DS (1999) Carbon flux in a subalpine spruce-fir forest: pulse release from *Hylocomium splendens* feather-moss mats. *Canadian Journal of Botany* 77:564–569. doi:10.1139/b99-002

- Xu S, Liu LL, Sayer EJ (2013) Variability of above-ground litter inputs alters soil physicochemical and biological processes: a meta-analysis of litterfall-manipulation experiments. *Biogeosciences* 10:7423–7433. doi:10.5194/bg-10-7423-2013
- Zlatanov T, Schleppi P, Velichkov I, Hinkov G, Georgieva M, Eggertsson O, Zlatanova M, Vacik H (2013) Structural diversity of abandoned chestnut (*Castanea sativa* Mill.) dominated forests: Implications for forest management. *Forest Ecology and Management* 291:326–335. doi:10.1016/j.foreco.2012.11.015
- Zmihorski M, Chylarecki P, Rejt L, Mazgajski TD (2010) The effects of forest patch size and ownership structure on tree stand characteristics in a highly deforested landscape of central Poland. *European Journal of Forest Research* 129:393–400. doi:10.1007/s10342-009-0344-9

10. Függelék

1. táblázat A vizsgálatban szereplő, talajon felvett mohafajok, latin nevükből képzett hatbetűs kódjuk, aljzatpreferenciájuk és előfordulási gyakoriságuk. Aljzatpreferenciák: W – generalista fán élő („wood inhabiting”), EPH – specialista epifiton, EX – specialista epixyl, MS – specialista ásványi talajfelszínen előforduló („mineral soil”), T – generalista talajlakó, O – opportunist. A fajlista Erzberger és Papp (2004) nevezéktanát követi.

Kód	Fajnév	Aljzatpreferencia	Gyakoriság
ambser	<i>Amblystegium serpens</i>	W	4
amsub	<i>Amblystegium subtile</i>	W	1
anoatt	<i>Anomodon attenuatus</i>	EPH	2
atrund	<i>Atrichum undulatum</i>	MS	29
brapop	<i>Brachytecium populeum</i>	O	4
brarut	<i>Brachytecium rutabulum</i>	O	22
brasal	<i>Brachytecium salebrosum</i>	W	16
bravel	<i>Brachyteciastrum velutinum</i>	O	34
brycap	<i>Bryum capillare</i>	MS	4
bryrub	<i>Bryum rubens</i>	MS	6
bryrud	<i>Bryum ruderales</i>	MS	5
buxaph	<i>Buxbaumia aphylla</i>	MS	1
calazu	<i>Calypogeia azurea</i>	MS	1
calfis	<i>Calypogeia fissa</i>	MS	3
calmue	<i>Calypogeia muellerana</i>	MS	1
cepbic	<i>Cephalozia bicuspidata</i>	MS	1
cerpur	<i>Ceratodon purpureus</i>	MS	1
dichet	<i>Dicranella heteromalla</i>	MS	35
dicmon	<i>Dicranum montanum</i>	EPH	33
dicpol	<i>Dicranum polysetum</i>	T	7
diesco	<i>Dicranum scoparium</i>	O	27
dictau	<i>Dicranum tauricum</i>	EPH	1
dipfol	<i>Diphyscium foliosum</i>	MS	1
ditpal	<i>Ditrichum pallidum</i>	MS	10
eurang	<i>Eurhynchium angustirete</i>	T	7
fisbry	<i>Fissidens bryoides</i>	MS	5
fistax	<i>Fissidens taxifolius</i>	MS	11
frudil	<i>Frullania dilatata</i>	EPH	5
hersel	<i>Herzogiella seligeri</i>	EX	27

homtri	<i>Homalia trichomanoides</i>	EPH	3
hylspl	<i>Hylocomium splendens</i>	T	10
hypcup	<i>Hypnum cupressiforme</i>	W	35
isoalo	<i>Isothecium alopecuroides</i>	EPH	7
leprep	<i>Lepidozia reptans</i>	W	2
leprrip	<i>Leptodictyum riparium</i>	O	1
leugla	<i>Leucobryum glaucum</i>	T	13
lophet	<i>Lophocolea heterophylla</i>	EX	33
metfur	<i>Metzgeria furcata</i>	EPH	4
nowcur	<i>Nowellia curvifolia</i>	EX	3
ortaff	<i>Orthotrichum affine</i>	EPH	5
ortpal	<i>Orthotrichum pallens</i>	EPH	1
ortspe	<i>Ortotrichum speciosum</i>	EPH	4
ortstr	<i>Orthotrichum stramineum</i>	EPH	4
oxyhia	<i>Oxyrrhynchium hians</i>	O	3
oxysch	<i>Oxyrrhynchium schleicheri</i>	T	1
parlon	<i>Paraleucobryum longifolium</i>	EPH	2
plaaaff	<i>Plagiomnium affine</i>	T	17
placav	<i>Plagiothecium cavifolium</i>	T	3
placus	<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	W	9
pladen	<i>Plagiothecium denticulatum</i>	W	11
plalae	<i>Plagiothecium laetum</i>	W	16
planem	<i>Plagiothecium nemorale</i>	W	4
plarep	<i>Platygyrium repens</i>	W	33
plasuc	<i>Plagiothecium succulentum</i>	W	2
plaund	<i>Plagiomnium undulatum</i>	T	1
plesch	<i>Pleurozium schreberi</i>	T	16
plesub	<i>Pleuridium subulatum</i>	MS	3
pohnut	<i>Pohlia nutans</i>	MS	19
polfor	<i>Polytrichastrum formosum</i>	T	35
poljun	<i>Polytrichum juniperinum</i>	MS	2
ptipul	<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	EPH	5
pypol	<i>Pylaisia polyantha</i>	EPH	1
radcom	<i>Radula complanata</i>	EPH	14
rhipun	<i>Rhizomnium punctatum</i>	EX	4

rhysqu	<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	T	1
rhytri	<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	T	1
scanem	<i>Scapania nemorea</i>	MS	3
sclpur	<i>Scleropodium purum</i>	T	15
tetpel	<i>Tetraphis pellucida</i>	EX	7
thudel	<i>Thuidium delicatulum</i>	T	3
thutam	<i>Thuidium tamariscinum</i>	T	1
ulocri	<i>Ulota crispa</i>	EPH	9
weibra	<i>Weissia brachycarpa</i>	MS	1
weirut	<i>Weissia rutilans</i>	MS	1

2. táblázat A vizsgálati terület gyepszintjének fajai, élőhely-preferencia szerinti csoportosításuk, latin nevükből képzett hatbetűs kódjuk és előfordulási gyakoriságuk. A nevezéktan Simon (1992) munkáját követi.

Zárterdei fajok			
Kód	Latin név	Magyar név	Gyakoriság
actspi	<i>Actaea spicata</i>	békabogyó	2
agrcap	<i>Agrostis capillaris</i>	cérnatippán	1
ajurep	<i>Ajuga reptans</i>	indás ínfű	25
anenem	<i>Anemone nemorosa</i>	berki szellőrózsa	7
athfil	<i>Athyrium filix-femina</i>	hölgypáfrány	15
avefle	<i>Avenella flexuosa</i>	erdei sédbúza	2
blespi	<i>Blechnum spicant</i>	bordapáfrány	1
brasyl	<i>Brachypodium sylvaticum</i>	erdei szálkaperje	14
calvul	<i>Calluna vulgaris</i>	csarab	5
camper	<i>Campanula persicifolia</i>	baracklevelű harangvirág	1
camrap	<i>Campanula rapunculoides</i>	kányaharangvirág	1
cardig	<i>Carex digitata</i>	ujjas sás	3
careri	<i>Carex ericetorum</i>	fenyérés sás	1
carpal	<i>Carex pallescens</i>	sápadt sás	9
carpil	<i>Carex pilulifera</i>	eperjes sás	23
carrem	<i>Carex remota</i>	ritkás sás	5
carsyl	<i>Carex sylvatica</i>	erdei sás	25
ceprub	<i>Cephalanthera rubra</i>	piros madársisak	4
chatem	<i>Chaerophyllum temulum</i>	bódító baraboly	1
chasup	<i>Chamaecytisus supinus</i>	gombos zanót	4
chiumb	<i>Chimaphila umbellata</i>	ernyőskörtike	1
cirlu	<i>Circaea lutetiana</i>	erdei varázslófű	2
clivul	<i>Clinopodium vulgare</i>	borsfű	7
conmaj	<i>Convallaria majalis</i>	gyöngyvirág	2
corcav	<i>Corydalis cava</i>	odvas keltike	1
crugla	<i>Cruciata glabra</i>	tavaszi keresztű	5
cycpur	<i>Cyclamen purpurascens</i>	ciklámen	1
dacpol	<i>Dactylis polygama</i>	erdei ebír	1
dapcne	<i>Daphne cneorum ssp. arbusculoides</i>	henye boroszlán	1
dapmez	<i>Daphne mezereum</i>	farkasboroszlán	2

drycar	<i>Dryopteris carthusiana</i>	szálkás pajzsika	15
dryfil	<i>Dryopteris filix-mas</i>	erdei pajzsika	11
epimon	<i>Epilobium montanum</i>	erdei füzike	2
epihel	<i>Epipactis helleborine</i>	széleslevelű nőszőfű	5
eupamy	<i>Euphorbia amygdaloides</i>	erdei kutyatej	1
eupcyp	<i>Euphorbia cyparissias</i>	farkaskutyatej	2
fesgig	<i>Festuca gigantea</i>	óriás csenkesz	1
feshet	<i>Festuca heterophylla</i>	felemáslevelű csenkesz	4
festen	<i>Festuca filiformis</i>	fonalas csenkesz	7
fraves	<i>Fragaria vesca</i>	erdei szamóca	15
galpub	<i>Galeopsis pubescens</i>	pelyhes kenderkefű	17
galodo	<i>Galium odoratum</i>	szagos müge	7
galrot	<i>Galium rotundifolium</i>	kereklevelű galaj	18
galsyl	<i>Galium sylvaticum</i>	erdei galaj	1
genova	<i>Genista ovata ssp. nervata</i>	szőrös rekettye	3
genasc	<i>Gentiana asclepiadea</i>	fecsketárnics	1
gerrob	<i>Geranium robertianum</i>	nehézszagú gólyaorr	2
geuurb	<i>Geum urbanum</i>	erdei gyömbérgyökér	3
glehed	<i>Glechoma hederacea</i> és <i>G. hirsuta</i>	repkény	2
hedhel	<i>Hedera helix</i>	borostyán	4
hiebau	<i>Hieracium bauhini</i>	magas hölgymál	1
hielac	<i>Hieracium lachenalii</i> és <i>H. umbellatum</i>	közönséges és ernyős hölgymál	20
hiemur	<i>Hieracium murorum</i>	erdei hölgymál	23
holmol	<i>Holcus mollis</i> és <i>H. lanatus</i>	selyemperje	4
impnol	<i>Impatiens noli-tangere</i>	erdei nebáncsvirág	1
lammac	<i>Lamium maculatum</i>	foltos árvacsalán	3
lapcom	<i>Lapsana communis</i>	bortorjánsaláta	1
lemnig	<i>Lembotropis nigricans</i>	fürtös zanót	1
luzluz	<i>Luzula luzuloides</i>	fehér perjeszittyó	14
luzmul	<i>Luzula multiflora</i>	sokvirágú perjeszittyó	3
luzpil	<i>Luzula pilosa</i>	pillás perjeszittyó	25
lyspun	<i>Lysimachia punctata</i>	pettyegetett lizinka	1
maibif	<i>Maianthemum bifolium</i>	árnyékvirág	11

melpra	<i>Melampyrum pratense</i>	réti csormolya	10
melnut	<i>Melica nutans</i>	bókoló gyöngyperje	2
meluni	<i>Melica uniflora</i>	egyvirágú gyöngyperje	2
melcar	<i>Melittis carpatica</i>	nagyvirágú méhfű	8
monhyp	<i>Monotropa hypopitys</i>	fenyőspárga	3
mycmur	<i>Mycelis muralis</i>	kakicsvirág	21
neonid	<i>Neottia nidus-avis</i>	madárfészek	2
orelim	<i>Oreopteris limbosperma</i>	hegyipáfrány	1
oxaace	<i>Oxalis acetosella</i>	erdei madársóska	9
peuore	<i>Peucedanum oreoselinum</i>	citromkocsord	4
poanem	<i>Poa nemoralis</i>	ligeti perje	7
polmul	<i>Polygonatum multiflorum</i>	fürtös salamonpecsét	14
potere	<i>Potentilla erecta</i>	vérontófű	5
pteaqu	<i>Pteridium aquilinum</i>	saspáfrány	10
puloff	<i>Pulmonaria officinalis</i>	orvosi tüdőfű	1
pyrchl	<i>Pyrola chlorantha</i>	zöldvirágú körtike	1
pyrmin	<i>Pyrola minor</i>	kisebb körtike	2
pyrrot	<i>Pyrola rotundifolia</i>	kereklevelű körtike	1
ribrub	<i>Ribes rubrum</i>	kerti ribiszke	1
roscan	<i>Rosa canina</i>	gyepűrózsa	17
rubfru	<i>Rubus fruticosus</i>	vad szeder	32
rubida	<i>Rubus idaeus</i>	málna	7
samnig	<i>Sambucus nigra</i>	fekete bodza	3
saneur	<i>Sanicula europaea</i>	gombernyő	13
scrnod	<i>Scrophularia nodosa</i>	göcsös görvélyfű	9
senher	<i>Senecio hercynicus</i>	berki aggófű	1
siedec	<i>Sieglingia decumbens</i>	háromfogfű	10
solvir	<i>Solidago virga-aurea</i>	közönséges aranyvessző	2
stehol	<i>Stellaria holostea</i>	olocsáncsillaghúr	2
symtub	<i>Symphytum tuberosum</i>	gumós nádálytő	1
urtdio	<i>Urtica dioica</i>	nagy csalán	10
vacmyr	<i>Vaccinium myrtillus</i>	fekete áfonya	4
vercha	<i>Veronica chamaedrys</i>	ösztrös veronika	4
veroff	<i>Veronica officinalis</i>	orvosi veronika	22
vinmin	<i>Vinca minor</i>	kis télizöld	1

viorei	<i>Viola reichenbachiana</i>	erdei ibolya	25
Nem erdei fajok			
agrsto	<i>Agrostis stolonifera</i>	fehér tippán	7
betoff	<i>Betonica officinalis</i>	bakfű	1
bidfro	<i>Bidens frondosus</i>	feketetermésű farkasfog	1
calepi	<i>Calamagrostis epigeios</i>	siskanádtippán	12
campat	<i>Campanula patula</i>	terebélyes harangvirág	3
carhir	<i>Carex hirta</i>	borzas sás	1
carova	<i>Carex ovalis</i>	nyúlsás	2
cirarv	<i>Cirsium arvense</i>	mezei aszat	2
descae	<i>Deschampsia caespitosa</i>	gyepes sédbúza	9
eriann	<i>Erigeron annuus</i>	egynyári seprence	1
galapa	<i>Galium aparine</i>	ragadós galaj	1
galmol	<i>Galium mollugo</i>	közönséges galaj	2
genpne	<i>Gentiana pneumonanthe</i>	kornistárnics	
hyphum	<i>Hypericum humifusum</i>	heverő orbáncfű	2
hypper	<i>Hypericum perforatum</i>	közönséges orbáncfű	5
imppar	<i>Impatiens parviflora</i>	kisvirágú nebáncsvirág	1
juneff	<i>Juncus effusus</i>	békaszittyó	11
juntén	<i>Juncus tenuis</i>	vékony szittyó	2
knadry	<i>Knautia drymeia</i>	magyar varfű	4
leohis	<i>Leontodon hispidus</i>	közönséges oroszlánfog	2
lyceur	<i>Lycopus europaeus</i>	vízi peszérce	1
menpul	<i>Mentha pulegium</i>	csombormenta	2
molaru	<i>Molinia arundinacea</i>	nádképű kékperje	3
oxadil	<i>Oxalis dillenii</i>	parlagi madársóska	1
perhyd	<i>Persicaria hydropiper</i>	borsos keserűfű	4
pethyb	<i>Petasites hybridus</i>	vörös acsalapu	1
plalan	<i>Plantago lanceolata</i>	lándzsás útifű	1
pruvul	<i>Prunella vulgaris</i>	közönséges gyíkfű	5
ranacr	<i>Ranunculus acris</i>	réti boglárka	1
selcar	<i>Selinum carvifolia</i>	nyúlkömény	2
solnig	<i>Solanum nigrum</i>	fekete csucsor	1
solgig	<i>Solidago gigantea</i>	magas aranyvessző	8
stemed	<i>Stellaria media</i>	tyúkhúr	11

tancor	<i>Tanacetum corymbosum</i>	sátoros margitvirág	2
trirep	<i>Trifolium repens</i>	fehér here	1

ADATLAP

a doktori értekezés nyilvánosságra hozatalához*

I. A doktori értekezés adatai

A szerző neve: Dr. Szövényiné Márialigeti Sára

MTMT-azonosító: 10020652

A doktori értekezés címe és alcíme: Faállomány-szerkezet és abiotikus környezeti háttérváltozók hatása az erdőtalaj moha- és lágyszárú-vegetációjára az Őrség és a Vendvidék erdeiben

DOI-azonosító⁴⁶: 10.15476/ELTE.2018.249

A doktori iskola neve: Biológia Doktori Iskola

A doktori iskolán belüli doktori program neve: Ökológia, konzervációbiológia és szisztematika doktori program

A témavezető neve és tudományos fokozata: Ódor Péter, az MTA doktora

A témavezető munkahelye: MTA Ökológia Kutatóközpont, Ökológiai és Botanikai Intézet

II. Nyilatkozatok

1. A doktori értekezés szerzőjeként

a) hozzájárulok, hogy a doktori fokozat megszerzését követően a doktori értekezésem és a tézisek nyilvánosságra kerüljenek az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban. Felhatalmazom a Természettudományi kar Dékáni Hivatal Doktori, Habilitációs és Nemzetközi Ügyek Csoportjának ügyintézőjét, hogy az értekezést és a téziseket feltöltse az ELTE Digitális Intézményi Tudástárba, és ennek során kitöltse a feltöltéshez szükséges nyilatkozatokat.

b) kérem, hogy a mellékelt kérelemben részletezett szabadalmi, illetőleg oltalmi bejelentés közzétételéig a doktori értekezést ne bocsássák nyilvánosságra az Egyetemi Könyvtárban és az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban;

c) kérem, hogy a nemzetbiztonsági okból minősített adatot tartalmazó doktori értekezést a minősítés (*dátum*)-ig tartó időtartama alatt ne bocsássák nyilvánosságra az Egyetemi Könyvtárban és az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban;

d) kérem, hogy a mű kiadására vonatkozó mellékelt kiadó szerződésre tekintettel a doktori értekezést a könyv megjelenéséig ne bocsássák nyilvánosságra az Egyetemi Könyvtárban, és az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban csak a könyv bibliográfiai adatait tegyék közzé. Ha a könyv a fokozatszerzést követően egy évig nem jelenik meg, hozzájárulok, hogy a doktori értekezésem és a tézisek nyilvánosságra kerüljenek az Egyetemi Könyvtárban és az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban.

2. A doktori értekezés szerzőjeként kijelentem, hogy

a) az ELTE Digitális Intézményi Tudástárba feltöltendő doktori értekezés és a tézisek saját eredeti, önálló szellemi munkám és legjobb tudomásom szerint nem sértem vele senki szerzői jogait;

b) a doktori értekezés és a tézisek nyomtatott változatai és az elektronikus adathordozón benyújtott tartalmak (szöveg és ábrák) mindenben megegyeznek.

3. A doktori értekezés szerzőjeként hozzájárulok a doktori értekezés és a tézisek szövegének plágiumkereső adatbázisba helyezéséhez és plágiumellenőrző vizsgálatok lefuttatásához.

Kelt: Budapest, 2018. december 17.

Dr. Szövényiné Márialigeti Sára sk.
a doktori értekezés szerzőjének aláírása

*ELTE SZMSZ SZMR 12. sz. melléklet